

VISIT...

LANZAROTE  
*Caliente*.COM



**ТРУДЫ**  
**ОБЩЕСТВА ЕСТЕСТВОИСПЫТАТЕЛЕЙ**  
при **ИМПЕРАТОРСКОМЪ Казанскомъ Университетѣ.**

**Томъ XLVI, вып. 2.**

Н. Ливановъ.

**Пограничныя образованія**  
**Polychaeta**

И

**ОБЩЕЕ МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНІЕ ТАКИХЪ ОБРАЗОВАНИЙ.**

(Изъ Зоотомическаго Кабинета Казанскаго Университета)  
съ 8 табл.



**КАЗАНЬ.**  
Типо-литографія Императорскаго Университета.  
1914.



# ТРУДЫ

ОБЩЕСТВА ЕСТЕСТВОИСПЫТАТЕЛЕЙ

при ИМПЕРАТОРСКОМЪ Казанскомъ Университетѣ.

Томъ XLVI, вып. 2.

Н. Ливановъ.

## Пограничныя образованія Polychaeta

И

ОБЩЕЕ МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНІЕ ТАКИХЪ ОБРАЗОВАНИЙ.

(Изъ Зоотомическаго Кабинета Казанскаго Университета)  
съ 8 табл.



КАЗАНЬ.

Типо-литографія Императорскаго Университета.

1913.

**Печатано по постановленію Общества Естествоиспытателей при И  
мператорскомъ Казанскомъ Университетѣ.**

**Президентъ Б. Полѣновъ.**



Просматривая разрѣзы черезъ кабую-нибудь форму изъ сем. Eunicidae послѣ обработки по Ванъ-Гизону (гематоксилинъ-кислый фуксинъ-пикриновая кислота), легко замѣтить нѣкоторыя перепонки, пластинки или тяжи розоваго цвѣта, которые довольно рѣзко выступаютъ среди прочихъ образований, окрашенныхъ въ желтый цвѣтъ. Это—membranae limitantes, пограничныя образования. Они сплошь подстилаютъ покровный эпителий и его производныя—комплексы железъ, щетинковые мѣшки и брюшную цѣпочку—а у рта и анального отверстія переходятъ въ подобную-же пограничную пластинку кишечнаго эпителия; кромѣ того пограничныя перепонки находятся въ диссепиментахъ и мезентеріяхъ, а также въ различной мѣрѣ у разныхъ формъ развиты въ мускулатурѣ.

Въ этихъ образованияхъ можно подмѣтить иногда слабые слѣды болѣе тонкой структуры, большею частью они являются въ видѣ совершенно гомогенныхъ пластинокъ, и лишь въ рѣдкихъ случаяхъ ясно видно хорошо выраженное фибриллярное строеніе.

При окраскѣ по Mallory (кислый фуксинъ-фосфорномолибденовая кислота-анилиновая синь съ оранжевой G) получаются тѣ-же результаты, но пограничныя образования принимаютъ интенсивно синій цвѣтъ.

Лишь немногіе изслѣдователи среди занимавшихся гистологіей Polychaeta совершенно не упоминаютъ объ этихъ образованияхъ. Такъ, напримѣръ, R. Jacobi (1883) не находилъ ихъ у *Polydora ciliata* Johnst. и *P. quadrilobata* Lac.—для образца я цитирую стр. 13: „Die Ringmuskelschichte schliesst sich ununterbrochen eng an die Hypodermis an“.... G. Schröder (1886) у *Nereis diversicolor* O. F. Müll. и E. Meyer (1886) у *Polyophthalmus pictus* Qutfgs. также не говорятъ ни слова о пограничныхъ образованияхъ. Однако

это умалчивание вполне понятно, если принять во внимание слабое развитие гистологической техники в то время, благодаря чему пограничные образования большею частью должны были ускользать от глаз исследователя.

Большинство авторов констатирует их существование в тех или иных органах Polychaeta. J. W. Spengel еще в 1881 году указывает, что диссепименты у *Oligognathus bonelliae* Sp. (стр. 19) „bestehen aus einer dünnen Membran, welche auf beiden Seiten vom Peritonealepithel überkleidet ist“.

Наиболее часто описываются „membranae basales“ или „опорные мембраны“ эпителиев. Так, напр., H. Eisig (1887) относительно Capitellidae говорит (стр. 301): „nur selten und in geringer Ausdehnung habe ich Haut und Ringmuskulatur scharf voneinander abgegrenzt oder gar durch eine besondere Stützmembran geschieden angetroffen“. Под железистыми комплексами кожи *Polyodontes maxillosus* Aud. и Edw. он констатирует также пограничную перепонку (стр. 328). Однако, не смотря на всю тщательность исследований H. Eisig'a, мы находим у него лишь еще одно указание (стр. 30), а именно, что пограничные перепонки „безструктурны“.

A. Soulier (1891) указывает на существование m. basalis под покровным эпителием у *Spirographis spallanzanii* Viv., где она (стр. 185) „est homogène, montre peu d'affinité pour les colorants... n'est pas continue et présente des pores; en certains points, on voit des prolongements, partant des cellules de la couche sous-épidermique, traverser cette membrane, et se perdre dans le tissu muqueux de la couche de muscles circulaires“. Подобную основную перепонку он находит (стр. 111) также под эпителием пищевода Serpulacea.

У *Scololepis fuliginosa* Clp., по данным C. G. Attem's'a (1902, стр. 179), „Die Epidermis ist durch eine deutliche Basalmembran gegen die anschliessende Muskellage abgegrenzt“. Далее он констатирует основную перепонку под эпителием кишечника этой формы (стр. 190).

F. Hempelman (1906) описывает пограничную перепонку под покровным эпителием у *Polygordius lacteus* Schn. точно и довольно подробно (стр. 549): „Mit ihrem

proximalen Ende ruhen die Hypodermiszellen alle auf der sogenannten Stützlamelle oder Basalmembran, die wohl ein Produkt dieser Zellen selbst ist. Während die Basalmembran nach gewöhnlicher Tinktion auf den Schnitten als einfache intensiv gefärbte Linie erscheint, fand ich auf den Präparaten, die ich zur Untersuchung des Nervensystems nach der Bielschowskyschen Methode mit Silber imprägniert hatte, dass sie aus einzelnen Fasern besteht, die sich, ähnlich den Circulärfasern der Cuticula, etwa rechtwinklig schneiden. Da die Fasern sich nach der Behandlung mit Silbernitrat tief schwarz erwiesen, schwärzer als die Nervenfibrillen, so erhielt ich überaus klare und deutliche Bilder von diesem Netzwerk“.

Иную картину пограничной перепонки покровного эпителия дают Р. Fauvel (1897) для Ampharetidae и G. Darboux (1899) для Aphroditeae. Последний пишет, например, (стр. 145), что базальные концы клеток этого эпителия вѣтвятся „en filaments, intriqués pour former une basale plus ou moins nette... (стр. 151) Elle apparaît comme une couche à texture lâche et, dans cet état, elle échappe facilement aux regards à cause de son peu d'épaisseur et aussi parce que sa coloration est la même que celle de cellules au dessous desquelles elle se trouve“, но иногда „elle tranche par sa teinte... et prend en outre un éclat spécial: elle présente alors l'aspect d'une cuticule et se comporte vis-à-vis des colorants, comme une cuticule. Ceci se présente plus particulièrement et avec le plus de netteté chez les Sigalioniens, dans la région de la ligne médiane ventrale et dans les régions avoisinantes... filaments sont ici étroitement accolés en un tissu compact, d'aspect absolument homogène... (стр. 188) C'est l'étude de ces points qui permet de préciser la nature de la membrane basale“. G. Darboux отмѣчает основную перепонку также подъ клетками кишечного эпителия (стр. 201).

Нерѣдко пограничныя образования описывались у Polychaeta какъ слои соединительной ткани. Такъ, напр., Et. Jordan (1887) относительно кишечника *Siphonostoma diplochaetos* Otto говорить (стр. 28), что эпителиальные клетки пищевода „reposent directement sur une membrane conjonctive très mince, qui supporte elle-même une couche musculaire formée de fibres longitudinales et circulaires... (стр. 30) la couche conjonctive de l'estomac se trouve dédoublée en deux lames, dont l'une sert de basale à l'épithélium intestinal“.



F. W. Gamble и J. H. Ashworth (1900) находятъ, что у Arenicolidae (стр. 453) „Beneath the epidermis there is a slight connective tissue, which accompanies the nerves, the subdermal extensions of the coelom, and the superficial capillaries, which (e. g. in *A. marina*) may penetrate between the bases of the epidermal cells“.

Для *Scalibregma inflatum* Rathke данныя J. H. Ashworth'a (1902) таковы (стр. 253): „There is only a small amount of connective tissue between the epidermis and the underlying musculature“.

K. C. Schneider (1902) въ своемъ „Учебникѣ сравнительной гистологіи животныхъ“ даетъ довольно полное и хорошо выработанное представленіе о пограничныхъ образованіяхъ, но какъ разъ относительно Polychaeta его данныя довольно скудны. Онъ указываетъ на присутствіе пограничной пластинки подъ покровнымъ эпителиемъ у *Sigalion squamatum* D.-Ch. (стр. 377, 378, 381), затѣмъ у *Nereis diversicolor* O. F. Müll. подъ эпителиемъ покрова (стр. 368, 370, 372, 373, 375) и кишки (стр. 373) и, наконецъ, у *Polydorus neapolitanus* Fraip. подъ указанными эпителиями а также въ диссепиментахъ и мезентеріяхъ (стр. 365-366). Пограничныя образованія онъ относитъ къ соединительнотканнымъ.

Приведенныхъ примѣровъ, мнѣ кажется, вполне достаточно для того, чтобы характеризовать свѣдѣнія о пограничныхъ образованіяхъ Polychaeta и показать, насколько они носили отрывочный, случайный характеръ. Эта отрывочность, случайность въ значительной мѣрѣ обезцѣнивали ихъ. Я рѣшилъ поэтому отказаться отъ труда собрать литературныя данныя полностью, видя въ тому-же, что получаемые результаты не окупаютъ времени, потраченнаго на отбавыванье немногихъ строкъ въ многочисленныхъ работахъ, посвященныхъ анатоміи и гистологіи Polychaeta; долженъ однако сказать, что ничто существенное мною не могло быть упущено.

Первое полное и систематично произведенное изслѣдованіе пограничныхъ образованій, появившееся лишь въ 1909 г., принадлежитъ L. Zürcher'у и относится къ *Owenia fusiformis* D. Ch. Онъ называетъ ихъ „homogene Bildungen“ или „homogene Membranen“, хотя самъ говоритъ (стр. 210): „Die äußere Grenzmembran besteht nach Ogneff aus unverzweigten Fibrillen, die durch spärliche homogene Substanz

zusammengehalten werden. Da alle membranösen Bildungen des Körpers ineinander übergehen, dürfen wir annehmen, daß auch die übrigen Bestandteile denselben Bau zeigen; dafür spricht wenigstens die Schichtung oder Streifung, die man an der inneren Sinusmembran erkennen kann“. Гомогенность пограничныхъ образований, замѣчу я, была у L. Z ü r c h e r'a результатомъ употреблявшихся имъ методовъ изслѣдованія— фиксація объекта въ кислыхъ жидкостяхъ съ послѣдующей окраской по Ванъ-Гизону.

Выводы L. Z ü r c h e r'a относительно пограничныхъ образований *Owenia fusiformis* D. Ch. таковы (стр. 210). „Alle homogenen Bildungen im Körper von *Owenia* hängen miteinander zusammen. Es gehören dazu neben der inneren und der äußeren Sinusmembran die Mesenterien, die Septen, die äußere Grenzmembran, dann auch die innerste Schicht der Gefäße, ihre Intima. Es ist zum wenigsten wahrscheinlich, daß auch alle diese Bildungen auf ein und dieselbe Weise entstanden seien. Fassen wir alle diese Bildungen unter einem einheitlichen Gesichtspunkte zusammen, so können wir sagen: sie sind entwickelt 1) um das entodermale Darmrohr herum, 2) rings um die Mesodermblasen, also in der primären Leibeshöhle, vorzüglich an ihren Grenzen... In den homogenen Bildungen können Muskelfasern eingeschlossen sein... In den Membranen treten die Blutgefäße auf... (стр. 211) Die homogenen Membranen sind... wahrscheinlich aus dem Zellenmaterial der primären Leibeshöhle, aus primärem Mesenchym, entstanden. Sie sind eine Modifikation von Bindegewebe, 'verdichtetes Bindegewebe', in dem der zellige Charakter fast vollständig verwischt ist. Sie zeigen ja auch die Farbreaktion des Bindegewebes (v. Gieson-Lösung)“.

Относительно данныхъ L. Z ü r c h e r'a слѣдуетъ сказать, что они точны; относительно обобщеній рѣчь будетъ впереди, но во всякомъ случаѣ они значительно проигрываютъ благодаря тому, что основаны на изслѣдованіи сильно специализированной по ея организаціи формы, какой является среди Polychaeta *Owenia fusiformis* D. Ch.

Мои изслѣдованія пограничныхъ образований у Polychaeta были начаты приблизительно одновременно съ изслѣдованіями L. Z ü r c h e r'a, а именно осенью 1907 года, и до известной степени стоятъ въ связи съ моими предыдущими работа-

ми (1905), гдѣ я изслѣдовалъ соединительнотканная образованія Hirudinea \* ). Результаты моихъ первыхъ изслѣдованій, касавшихся *Amphitrite variabilis* Risso и выполненныхъ главнымъ образомъ при помощи серебрения по методу Бельшовскаго, были въ общемъ сходны съ тѣмъ, что впослѣдствіи было дано L. Z ü r s c h e r'омъ. Они были кратко изложены мною въ отчетѣ о заграничной командировкѣ, представленномъ Министерству Народнаго Просвѣщенія въ 1908 году. Однако чувствуя недостаточность представленія о пограничныхъ образованіяхъ, созданнаго на основаніи изученія ихъ у одной формы, я не опубликовывалъ моихъ наблюденій, а занялся изслѣдованіемъ пограничныхъ образованій у представителей разныхъ семействъ Polychaeta. Въ кругъ этихъ изслѣдованій вошли: Eunicidae, Nereidae, Glyceridae, Polynoidae, Phyllodocidae, Syllidae, Spionidae, Ariciidae, Arenicolidae, Capitellidae, Terebellidae, Ammocharidae, Serpulaea и Polygordius. Краткимъ предварительнымъ сообщеніемъ къ указанной работѣ былъ мой второй отчетъ, представленный Министерству народнаго Просвѣщенія въ концѣ 1909 года и напечатанный вмѣстѣ съ первымъ въ 1910 году. Ознакомленіе съ пограничными образованіями такого широкаго круга формъ позволило мнѣ ориентироваться въ изучаемомъ вопросѣ и выбрать затѣмъ для детальной обработки семейство Eunicidae, какъ представляющее значительное разнообразіе въ развитіи изслѣдуемыхъ образованій, при чемъ однако получается рядъ формъ, тѣсно связанныхъ другъ съ другомъ постепенными переходами. Кромѣ того выборъ сем. Eunicidae былъ обусловленъ въ значительной степени центральнымъ положеніемъ этого семейства въ группѣ Polychaeta.

---

\*) Отмѣчу здѣсь встать, что пограничныя образованія пиявокъ я вездѣ называлъ «пограничными пластинками», употребляя терминъ, введенный J. W. S p r e n g e l'емъ (1893), который въ своей монографіи Enteropneusta первый далъ полную обработку пограничныхъ образованій для одной группы животныхъ. Правда, самъ J. W. S p r e n g e l чаще употребляетъ названіе «пограничная перепонка» и лишь рѣдко «пограничная пластинка» (напр., стр. 294, 300, 302, 318, 445), но я предпочиталъ послѣднее, какъ одинаково приложимое и къ перепонкамъ и къ часто встрѣчающимся сравнительно узкимъ и длиннымъ тяжамъ.

Подробное описание пограничныхъ образованій Eupicidae въ связи съ общей организаціей этихъ формъ составляетъ главную часть предлагаемой работы. Кромѣ того въ нее входятъ изслѣдованія, резюмированныя во второмъ моемъ отчетѣ; они позволяютъ дополнить рядъ Eupicidae крайними членами въ смыслѣ редукціи или особаго развитія пограничныхъ образованій.

---

Обычные методы гистологическаго изслѣдованія оказываются далеко недостаточными при изслѣдованіи пограничныхъ образованій у Polyschaeta. Быть можетъ, уже содержащія кислоты фиксирующія жидкости измѣняютъ структуру этихъ образованій настолько, что фибриллярное строеніе въ большинствѣ случаевъ пропадаетъ, сохраняясь лишь ввидѣ исключенія, какъ, напр., въ стѣнѣ спинного сосуда *Notocirrus geniculatus* Clr.

Широко распространенные методы окраски различными карминами и гематоксилинами также обыкновенно даютъ неудовлетворительные результаты. Структура пограничныхъ образованій совершенно ускользаетъ отъ глазъ наблюдателя а часто становится невозможнымъ даже различить эти образованія вообще. Этимъ обстоятельствомъ должна быть объясняема неполнота и отрывочность наблюденій большинства изслѣдователей по отношенію къ пограничнымъ образованіямъ Polyschaeta. Гораздо болѣе подходящими для ихъ изученія оказываются методы окраски, примѣняемые спеціально для дифференцировки соединительнотканыхъ образованій — окраска по Ванъ-Гизону (гематоксилинъ — кислый фуксинъ — пикриновая кислота) и по Mallory (кислый фуксинъ — фосфорномолибденовая кислота — анилиновая синь съ оранжевой G). Примѣненіемъ первой изъ нихъ создана работа L. Z ü r c h e r'a (1909). Пограничныя образованія бываютъ при этомъ довольно хорошо дифференцированы ввидѣ тонкихъ розовыхъ или синихъ гомогенныхъ перепонокъ, пластинокъ и тяжей, однако изученіе ихъ представляетъ далеко нелегкую задачу — картина мѣстами становится очень нерѣзкой, мѣстами прослѣживаемыя образованія незамѣтно и быстро теряются изъ глазъ.



Методъ, который далъ мнѣ незамѣнимые результаты при изученіи пограничныхъ образованій *Annelides* и который, можно сказать, породилъ предлагаемую работу—это серебрение по Бельшовскому. Уже *F. Hempelmann* (1906), применяя его для изслѣдованія нервной системы *Polygordius*, получилъ прекрасную картину нѣкоторыхъ пограничныхъ образованій этой формы. Я пользовался имъ для пограничныхъ образованій *Polychaeta* и *Oligochaeta* всегда въ модификаціи *S. Paton'a* (1907), внося лишь самыя несущественныя измѣненія, такъ иногда уже 24-часовое выдерживаніе въ азотнокисломъ серебрѣ давало вполне хорошіе результаты. Докраска производилась эозинномъ или сафраниномъ, однако далеко не всегда, такъ какъ на многихъ препаратахъ вмѣстѣ съ типичной глубоко черной окраской пограничныхъ образованій прочія ткани окрашивались въ различные оттѣнки красновато-коричневаго, а ядра были сѣраго цвѣта, что дѣлало докраску совершенно излишней. *Punctum saliens* всей обработки было приготовленіе срѣзовъ изъ залитыхъ въ парафинъ кусковъ—они очень часто при рѣзѣ крошились, почему приходилось послѣ каждаго срѣза покрывать поверхность парафиннаго блока тонкимъ слоемъ  $\frac{1}{2} \frac{0}{0}$  целлоидина и ждать, пока онъ высохнетъ, прежде чѣмъ дѣлать слѣдующій срѣзъ.

Окраски по Ванъ-Гизону и Mallory применялись мною больше лишь для контроля результатовъ, полученныхъ съ методомъ серебрения по Бельшовскому. Для *Hirudinea* я пользовался при изслѣдованіи соединительной ткани методомъ серебрения по Рамонъ и Кахалю, какъ это описано *D. Sánchez* (1909).

Когда я начиналъ свои изслѣдованія пограничныхъ образованій *Polychaeta*, въ литературѣ мнѣ было извѣстно одно лишь указаніе на пригодность метода серебрения для этой цѣли, а именно данныя *F. Hempelmann'a* (1906). Однако уже въ 1907 году появилось сообщеніе *G. Levi*, въ которомъ онъ указываетъ на применение метода серебрения по Бельшовскому для окраски соединительной ткани позвоночныхъ, гдѣ этотъ методъ затѣмъ въ разныхъ модификаціяхъ применялся разными авторами (напр., *П. Снесаревъ*, 1910, 1912, *В. Казаковъ*, 1912, *J. S. Ferguson*, 1911 и т. д.). *D. Sánchez* (1909) указалъ на окрашивание соединительно-тканыхъ образованій у пиявокъ по методу серебрения, пред-

ложенному Рамонъ и Кахалемъ. Наконецъ, слѣдуетъ отмѣтить соображенія, высказанныя F. W. Schmidt'омъ (1910), относительно серебрения соединительнотканыхъ образований вообще.

---

Изъ сем. Eunicidae мною были подробно изслѣдованы: *Onuphis conchilega* Sars, *Eunice norvegica* Sav., *Eunice sicilensis* Gr., *Notocirrus geniculatus* Clp. и *Lumbriconereis fragilis* O. F. Müll.

*N. geniculatus* Clp. и *E. sicilensis* Gr. были собраны мною въ 1908 и 1909 г., во время пребыванія на Неаполитанской Зоологической Станціи. *L. fragilis* O. F. Müll. я собиралъ на Бѣломъ морѣ въ Соловкахъ лѣтомъ 1910 года. *Eunice norvegica* Sav. и *O. conchilega* Sars были мною добыты лѣтомъ 1911 года во время пребыванія на Мурманской Биологической Станціи.

Изложеніе моихъ изслѣдованій надъ пограничными образованиями Eunicidae я начинаю съ *N. geniculatus* Clp., формы представляющей нѣсколько болѣе упрощенныя отношенія въ развитіи этихъ образований. Такъ какъ организація *L. fragilis* O. F. Müll. сравнительно мало разнится отъ *N. geniculatus*, то я посвящаю лишь немного словъ ея особенностямъ.

---

## I. *Notocirrus geniculatus* Clp.

Въ качествѣ непремѣнной составной части стѣнки тѣла, подобно покровному эпителию или кольцевой мускулатурѣ, у *Notocirrus geniculatus* всегда существуетъ пограничная перепонка, подстилающая покровный эпителий (Табл. 1, рис. 1, 2, 7—9) отъ ротового до анальнаго отверстія; она-же, конечно, одѣваетъ и производныя эктодермальнаго эпителия—комплексы железъ, щетинковые мѣшки (Таб. 4, рис. 47) и брюшную цѣпочку (Таб. 1, рис. 4).

Эта субэпителиальная пограничная перепонка (Таб. 1, рис. 1) обыкновенно бываетъ довольно тонкой. Въ ней всегда дифференцирована масса очень нѣжныхъ волоконецъ, которыя образуютъ неправильную узкуючистую сѣть въ очень слабо, а большею частью и совсѣмъ неокрашающемся основномъ веще-

ствѣ пограничной пластинки. Что касается структуры такихъ волоконцевъ, то встрѣчаются всѣ переходы отъ слабо выраженныхъ, кажущихся составленными изъ тончайшихъ зернышекъ, до прекрасно развитыхъ и очень рѣзко дифференцированныхъ волокнистыхъ образований (Таб. 1, рис. 2, 3). Между волоконцевъ въ пограничной перепонкѣ находятся въ различномъ количествѣ отдѣльныя зернышки разныхъ размѣровъ. Клѣточныхъ ядеръ здѣсь совершенно нельзя найти, и на первый взглядъ сюда относящіяся, здѣсь или тамъ разбросанныя ядра оказываются при ближайшемъ разсмотрѣніи принадлежащими клѣткамъ другихъ тканей, а главнымъ образомъ клѣткамъ, которыя располагаются въ покровномъ эпителии наиболѣе базально. Клѣточное строеніе пограничной пластинки является такимъ образомъ вопреки мнѣнію *L. Zürcher*'а (1909) совершенно проблематичнымъ—у взрослыхъ животныхъ въ ней нельзя открыть никакихъ слѣдовъ клѣточной структуры.

Въ описываемой пограничной перепонкѣ встрѣчаются тамъ и сямъ, хотя въ общемъ и очень рѣдко, отверстія овальной или круглой формы. Иногда они достигаютъ болѣе значительныхъ размѣровъ. Такимъ образомъ мы имѣемъ здѣсь дѣло собственно съ *membranae fenestratae*, въ которыхъ отверстія располагаются однако очень далеко одно отъ другого.

Въ частности строеніе подэпителиальной пограничной перепонки измѣняется соотвѣтственно той или иной части тѣла или сомита лишь незначительно. Такъ, въ головной лопасти (Таб. 1, рис. 2) хорошо выраженные волокна образуютъ сѣть съ болѣе широкими промежутками, чѣмъ въ сомитахъ тѣла. На среднемъ, сензитивномъ нервѣ сомита пограничная пластинка кажется нѣсколько сильнѣе развитой и съ болѣе рѣзко дифференцированными и болѣе толстыми, чѣмъ обыкновенно волокнами. Въ пароподіяхъ я много разъ могъ констатировать, что сѣть волоконцевъ пограничной пластинки становится тоньше, а въ задней части пароподія у *cirrus ventralis* превращается какъ-бы въ кисею изъ зернистыхъ нитей или просто зернышекъ. На железистыхъ комплексахъ, которые образуются покровнымъ эпителиемъ переднихъ и среднихъ сомитовъ тѣла<sup>1)</sup> у основанія паропо-

---

<sup>1)</sup> Передними сомитами, геср. переднею частью тѣла я называю сомиты, на протяженіи которыхъ находится передняя кишка: средніе сомиты, геср. средняя часть тѣла характеризуется тѣмъ, что на ихъ протяженіи расположена средняя кишка.

дій, особливо непосредственно возлѣ диссепиментовъ, также происходитъ измѣненіе структуры пограничной пластинки—сѣтъ волоконецъ выглядитъ здѣсь значительно грубѣе и мѣстами съ болѣе широкими промежутками.

Что касается другихъ производныхъ покровнаго эпителія, то щетинковые мѣшки (Таб. 4, рис. 47, ср. также Таб. 7, рис. 81) бываютъ покрыты пограничной перепонкой, которая является нѣсколько грубѣе и заключаетъ довольно толстыя волоконца, обыкновенно имѣющія кольцевой ходъ по отношенію къ продольной оси щетинковаго мѣшка. На проксимальной части послѣдняго (ср. Таб. 5, рис. 61) волоконца бываютъ наиболѣе толстыми, и пограничная пластинка образуетъ рядъ бóльшихъ или меньшихъ выпуклостей по направленію къ целому, что, конечно, вызвано прикрѣпленіемъ на этомъ мѣстѣ значительныхъ мышечныхъ пучковъ.

По брюшной медіанной линіи тѣла у *N. geniculatus* располагается перегородка, служащая для поддержки брюшной цѣпочки (Таб. 1, рис. 4). Она является непосредственнымъ продолженіемъ покрова и образована среднимъ слоемъ, который содержитъ базальныя части эпителіальныхъ клѣтокъ и элементы гліи, и двумя пограничными пластинками, представляющими непосредственное продолженіе субэпителіальной пограничной перепонки съ той и другой стороны отъ перегородки. Сама брюшная цѣпочка лежитъ на уровнѣ медіанныхъ частей брюшной продольной мускулатуры. Обѣ пограничныя пластинки перегородки продолжаются съ соотвѣтственной стороны на боковую поверхность брюшной цѣпочки и по медіодорзальной линіи послѣдней переходятъ другъ въ друга. Отъ обыкновенной субэпителіальной пограничной пластинки покрывающая брюшную цѣпочку отличается своей большей толщиной, а также и болѣе толстыми волоконцами, заключающимися въ ней, при чемъ ходъ ихъ является довольно правильнымъ соотвѣтствующимъ ходу кольцевыхъ мышцъ стѣнки тѣла.

Во 2. сомитѣ тѣла происходитъ расхожденіе глоточныхъ коннективовъ, одновременно дѣлится на двѣ и описанная медіанная перегородка. Изъ образовавшихся такимъ образомъ двухъ перегородокъ каждая сопровождаетъ соотвѣтственный коннективъ до надглоточной гангліозной массы и по строенію совершенно сходна съ перегородкой брюшной цѣпочки. Над-

глоточная ганглиозная масса *N. geniculatus* переходитъ непосредственно въ слой покровнаго эпителія головной лопасти, и пограничная пластинка, подстилающая надглоточную массу (Таб. 1, рис. 3), является лишь простой субэпителіальной перепонкой, которая по своей структурѣ однако сходна съ пограничной пластинкой брюшной цѣпочки.

Вышеописанная субэпителіальная пограничная перепонка довольно рѣдко является ввидѣ ровной плоскости, на которой снаружи лежитъ покровный эпителій (Таб. 1, рис. 7, 8); большею частью базальные отдѣлы послѣдняго образуютъ рядъ сводовъ, обращенныхъ своими выпуклостями внутрь, соотвѣтственно чему и пограничная пластинка оказывается на разрѣзахъ какъ-бы состоящей изъ ряда дугъ (Таб. 1, рис. 10; Таб. 2, рис. 17, 19; Таб. 3, рис. 24; Таб. 4, рис. 43, 45). Размѣры ихъ очень различны, обыкновенно невелики, и я полагаю, что это зависитъ главнымъ образомъ отъ степени сокращенія тѣла животнаго.

Большее или меньшее сжатіе железъ въ эпителіи также вызываетъ образованіе выпуклостей и складовъ пограничной перепонки, изъ которыхъ наиболѣе значительныя находятся вблизи параподіевъ, особенно передней части тѣла, съ той и другой стороны у диссепимента. На дорзальномъ щетинковомъ мѣшкѣ съ боку располагается подобная-же железистая масса. На продольныхъ разрѣзахъ видно, что пограничная субэпителіальная пластинка вентрально по ходу средняго, сензитивнаго нерва сомита образуетъ довольно значительную выпуклость, въ которой этотъ нервъ и расположенъ (Таб. 3, рис. 24; Таб. 4, рис. 45).

Если описанныя выпуклости пограничной перепонки не очень значительны, но рѣзко выражены, при просматриваніи разрѣзовъ получается впечатлѣніе, что концы дугообразныхъ участковъ пограничной пластинки на подобіе грубыхъ тяжей проникаютъ въ покровный эпителій. Существуютъ однако настоящія волокна, которыя, начинаясь отъ пограничной пластинки, проникаютъ между базальныхъ частей эпителіальныхъ клѣтокъ—я буду называть подобныя образованія пограничными волокнами (Таб. 2, рис. 23; ср. Таб. 5, рис. 60).

Они встрѣчаются въ эпителіи обыкновенно рѣдко, но въ передней части тѣла выдаются въ глаза. Начиная отъ едва



замѣтныхъ и кончая такими, которыя пронизываютъ почти всю толщу покровнаго эпителія, пограничныя волокна оказываются довольно правильно распредѣленными по разнымъ мѣстамъ, а именно главнымъ образомъ тамъ, гдѣ въ субэпителиальной пограничной перепонкѣ прикрѣпляются пограничныя пластинки диссепиментовъ (Таб. 2, рис. 23) или мышечныя пучки (ср. Таб. 5, рис. 60). Изъ послѣднихъ точки прикрѣпленія косыхъ мышцъ располагаются—я описываю только средніе сомиты тѣла, такъ какъ отношенія въ переднихъ сомитахъ являются значительно сложнее—съ одной стороны на боковыхъ поверхностяхъ брюшной цѣпочки у диссепиментовъ (Таб. 1, рис. 4—6), съ другой на покровномъ эпителіи передней и задней части параподій; параподіальныя мышцы прикрѣпляются однимъ концомъ на проксимальномъ отдѣлѣ щетинковаго мѣшка (ср. Таб. 5, рис. 61), другимъ-же на покровномъ эпителіи или вокругъ параподія или въ самомъ параподіи частью въ его базальномъ отдѣлѣ, частью непосредственно у периферическаго конца щетинковаго мѣшка. Кроме того слѣдуетъ отмѣтить, что у *N. geniculatus* кольцевыя мышечныя пучки стѣнки тѣла въ переднихъ сомитахъ не образуютъ настоящихъ колецъ, а какъ-бы разбиты на отдѣльные участки—каждый мышечный пучекъ проходитъ на подобіе хорды между двумя недалеко отстоящими точками на поперечномъ разрѣзѣ тѣла. Вентрально съ каждой стороны находится 6—8 такихъ пучковъ, дорзально 4—6; въ нихъ слѣдуетъ, повидимому, отнести также тѣ мышечныя пучки, которыя прикрѣпляются однимъ концомъ по бокамъ брюшной цѣпочки, другимъ у основанія ея перегородки.

Въ покровномъ эпителіи мѣста прикрѣпленія мышцъ отличаются преобладающимъ развитіемъ опорныхъ вѣтвѣтокъ—„Fadenzellen“ нѣмецкихъ авторовъ. Особенно сильно однако это выражено на границахъ сомитовъ, гдѣ пограничныя образованія диссепиментовъ соединяются съ субэпителиальной пограничной перепонкой. Здѣсь покровный эпителий состоитъ исключительно изъ опорныхъ элементовъ (Таб. 2, рис. 23), и пограничныя волокна проникаютъ между нихъ въ большомъ количествѣ и на значительное протяженіе.

Въ самихъ опорныхъ вѣтвѣткахъ оказываются особенно хорошо развитыми опорныя волокна—тонофибриллы или фибриллы сопротивленія („Widerstandsfibrillen“) нѣкоторыхъ

авторовъ. Каждая клѣтка представляетъ изъ себя высокій конусъ, основаніе котораго примыкаетъ непосредственно къ кутикулѣ, а вершина къ субэпителиальной пограничной пластинкѣ. Въ периферической части клѣтки проходятъ тонофибриллы, 2—3 изъ нихъ располагаются также и центрально въ тѣлѣ клѣтки. По направленію къ вершинѣ тонофибриллы сближаются другъ съ другомъ, такъ что къ пограничной пластинкѣ подходитъ какъ-бы всего одно толстое волокно. Этотъ опорный аппаратъ эпителиальныхъ клѣтокъ *N. geniculatus* близко напоминаетъ такой же аппаратъ въ опорныхъ клѣткахъ *Sigalion*, описанный К. С. Schneider'омъ (1902, стр. 377), и въ мерцательныхъ клѣткахъ фарингеальнаго эпителия *Lumbricus*, какъ онъ описанъ В. Половцовой (1903).

Образованіе тонофибриллъ приходится поставить въ параллель съ присутствіемъ пограничныхъ волоконъ, проникающихъ между клѣтокъ эпителия—все служитъ для укрѣпленія тѣхъ мѣстъ, гдѣ происходитъ наибольшее растяженіе покровнаго эпителия вслѣдствіе-ли прикрѣпленія мышцъ или вслѣдствіе подхожденія диссепиментальныхъ пограничныхъ пластинокъ.

На тѣхъ мѣстахъ, гдѣ мышечные пучки прикрѣпляются къ брюшной цѣпочкѣ (Таб. 1, рис. 4 и 5), а именно: съ той и другой стороны близъ ея дорзальной медіанной линіи—здѣсь у передней границы сомита подходятъ мышцы, другимъ своимъ концомъ прикрѣпляющіяся вентрально къ кишечнику—затѣмъ дорзо-латерально, гдѣ подходятъ косыя мышцы, и наконецъ вентролатерально, гдѣ прикрѣпляются нѣкоторые кольцевые пучки, на всѣхъ этихъ мѣстахъ имѣются особые воловнистые пучки, выходящіе изъ центральной массы нервныхъ волоконъ и кончающіеся непосредственно на пограничной пластинкѣ брюшной цѣпочки. Эти волокна совершенно сходны съ тонофибриллами входящихъ въ перегородку брюшной цѣпочки эпителиальныхъ опорныхъ элементовъ и представляютъ не что иное, какъ особенно хорошо развитыя волокна гліи. вмѣстѣ съ описываемыми глійными пучками идутъ также и нервныя волокна къ соотвѣтствующимъ мышцамъ. Последнее обстоятельство однако совершенно не препятствуетъ видѣть въ этихъ глійныхъ элементахъ полныхъ гомологовъ опорнымъ клѣткамъ покровнаго эпителия, содержащимъ тонофибриллы.

При своемъ прикрѣпленіи мышечные пучки никогда не проникаютъ черезъ пограничную пластинку въ покровный эпителий или брюшную цѣпочку (Таб. 1, рис. 4 и 5; ср. Таб. 5, рис. 60) и т. д.<sup>1)</sup> Для цѣлей болѣе тѣсной связи этихъ образований служатъ пограничныя волокна, которыя, отходя отъ пограничной пластинки, проникаютъ между мышечныхъ волоконъ и окутываютъ концы этихъ послѣднихъ, иногда какъ-бы чехломъ. Развитіе пограничныхъ волоконъ въ этомъ случаѣ бываетъ много значительнѣе, чѣмъ въ покровномъ эпителии. Ихъ количество варьируетъ смотря по мѣсту и по мощности прикрѣпляющагося мышечнаго пучка. Особенно сильно развитымъ оказывается этотъ аппаратъ пограничныхъ волоконъ на косыхъ мышцахъ какъ у брюшной цѣпочки (Таб. 1, рис. 5 и 6), такъ и въ параподіяхъ. Въ послѣднихъ пограничныя волокна образуютъ настоящіе чехлы, при чемъ бываютъ обыкновенно очень хорошо развиты и пробѣгаютъ параллельно другъ другу; вѣтвленіе волоконъ можно лишь рѣдко подмѣтить, а протяженіе хода ихъ чрезвычайно варьируетъ—иногда бываетъ, что они проходятъ всю длину мышечнаго пучка, хотя въ этомъ послѣднемъ оказываются лишь слабо развитыми. На брюшной цѣпочкѣ при прикрѣпленіи косыхъ мышцъ образуются пограничной пластинкой выпуклости, которыя иногда бываютъ большими и рѣзко выраженными, въ другихъ же случаяхъ очень незначительны, такъ что на одинъ мышечный пучекъ приходится ихъ нѣсколько. Подобныя отношенія уже были описаны выше для проксимальныхъ концовъ щетинковыхъ мѣшковъ и, по всей вѣроятности, являются результатомъ растяженія эпителиальной ткани, производимаго мышечнымъ пучкомъ.

Проксимально отъ субэпителиальной пограничной пластинки располагается слой кольцевыхъ мышцъ тѣла (Таб. 1, рис. 7—9), который отсутствуетъ только по срединѣ въ параподіяхъ. У *N. geniculatus* эти мышцы находятся однако не ретроцелотезіально—целомъ здѣсь распространяется очень далеко периферически и включаетъ въ себѣ также и кольце-

---

<sup>1)</sup> Эти отношенія, какъ показываютъ новѣйшія изслѣдованія, сохраняются у *Arthropoda* и имѣются также у *Mollusca* (ср. *W. Wege*, 1911, и *A. Brück*, 1913).

вую мускулатуру (Таб. 1, рис. 10, 11). Съ центральной целомической полостью эти выросты соединяются только на уровнѣ параподій, т. е. латерально (Таб. 2, рис. 13). Дистально слѣдовательно они ограничены субэпителиальной пограничной пластинкой, а проксимально располагается также пограничная пластинка, покрывающая продольную мускулатуру снаружи.

Эта субмускулярная пограничная пластинка начинается медіовентрально (Таб. 1, рис. 4; Таб. 2, рис. 12) на уровнѣ брюшной цѣпочки при переходѣ проксимальной поверхности брюшной мышечной ленты въ медіанную, далѣе она покрываетъ эту мышечную ленту снаружи, затѣмъ латерально и переходитъ на проксимальную ея поверхность, кончаясь въ переднихъ сомитахъ средней части тѣла незадолго отъ того мѣста, гдѣ начинается. Такимъ образомъ только довольно узкая полоса вентральной продольной мышечной ленты, а именно расположенная медіопроксимально оказывается непокрытой пограничной пластинкой. Въ заднихъ сомитахъ средней части тѣла эта пластинка (Таб. 2, рис. 12) покрываетъ только  $\frac{1}{3}$  или  $\frac{1}{4}$  проксимальной поверхности указанной мышечной ленты—не болѣе—и при переходѣ въ непокрытую часть на поверхности мышцъ образуется какъ-бы неглубокая бороздка. Последняя, по всей вѣроятности, указываетъ на то, что здѣсь имѣлъ мѣсто заворотъ латеральной поверхности брюшной мышечной ленты на ея проксимальную поверхность, вмѣстѣ съ чѣмъ, конечно, и пограничная пластинка оказалась расположенной въ той же мѣрѣ проксимально. Образовавшійся такимъ образомъ *hilus* бываетъ выраженъ особенно рѣзко на мѣстахъ диссепиментовъ (Таб. 3, рис. 27).

Въ переднихъ и среднихъ сомитахъ тѣла медіанно расположенная часть субмускулярной пограничной пластинки съ боку отъ брюшной цѣпочки (Таб. 1, рис. 6) бываетъ дифференцирована ввидѣ вертикально стоящаго, довольно толстаго тяжа<sup>1)</sup>. Онъ мѣстами стоитъ въ непосредственномъ соединеніи съ пограничною пластинкой, покрывающей брюшную цѣ-

---

<sup>1)</sup> Такія—же образованія существуютъ у *Halla parthenopeia* Costa, достигая здѣсь еще бѣльшей мощности, но только въ переднихъ сомитахъ тѣла.

почку, а именно главнымъ образомъ на мѣстахъ диссепиментовъ и по срединѣ сомита тамъ, гдѣ срединный, сензитивный нервъ входитъ въ брюшную цѣпочку. Особенно выдается въ глаза гомогенная или слабо-зернистая структура описываемаго тяжа, что въ другихъ пограничныхъ образованіяхъ встрѣчается очень рѣдко. Въ задней половинѣ тѣла однако такого тяжа уже нѣтъ, и пограничная пластинка представляетъ на соответствующемъ мѣстѣ обыкновенное волокнистое строеніе (Таб. 1, рис. 4; Таб. 2, рис. 12). Переходъ происходитъ очень постепенно—можно видѣть, что въ сомитахъ средней части тѣла гомогенный или гранулярный тяжъ превращается лишь въ нѣсколько утолщенную перепонку, въ которой появляется волокнистая структура. Волоконца бываютъ очень толстыми и пробѣгаютъ довольно правильно въ направленіи соответствующемъ кольцевымъ мышцамъ тѣла.

Дорзальные продольные мышцы снаружи (Таб. 2, рис. 13, 14; Таб. 3, рис. 24; Таб. 4, рис. 43) покрыты такой же пограничной пластинкой, какъ и брюшныя. Только на вентральномъ краю мышечной ленты эта перепонка (Таб. 2, рис. 13) продолжается на крайне незначительное разстояніе по проксимальной поверхности послѣдней. Можно сказать, что если, въ общемъ, брюшныя продольныя мышцы бываютъ частью покрыты на своей проксимальной поверхности пограничной пластинкой, спинныя продольныя мышцы проксимально совершенно ея лишены. По дорзальной медіанной линіи, гдѣ обѣ ленты продольной мускулатуры бываютъ раздѣлены незначительнымъ промежуткомъ, субмускулярная пограничная пластинка одной стороны безъ всякаго измѣненія своего относительнаго положенія непосредственно переходитъ въ соответствующее образованіе другой стороны (Таб. 2, рис. 14).

Въ строеніи субмускулярной пограничной пластинки (Таб. 2, рис. 15, 16), какъ обыкновенно, хорошо выражена волокнистость, при чемъ отдѣльныя волоконца пробѣгаютъ въ кольцевомъ по отношенію къ продольной оси тѣла направленіи съ болѣе или менѣе хорошо выраженными волнообразными изгибами. Отдѣльныя волоконца бываютъ различной длины и соединяются съ сосѣдними посредствомъ маленькихъ анастомотическихъ отвѣтвленій. Иногда въ одномъ и томъ же сомитѣ можно бываетъ подмѣтить разницу въ толщинѣ описываемыхъ волоконецъ, такъ въ передней части сомита (Таб.



2, рис. 16) они оказываются значительно толще, чѣмъ въ задней (Таб. 2, рис. 15). Я думаю, что различіе это зависитъ отъ степени сокращенія мускулатуры, вѣроятно, продольной; тѣмъ же самымъ можетъ быть вызванъ и волнистый ходъ отдѣльныхъ волоконецъ, тѣмъ болѣе что промежутки между нихъ могутъ очень сильно варіировать.

На очень незначительномъ разстояніи передъ каждымъ диссепиментомъ, такъ же какъ и позади него субмускулярная пограничная пластинка теряетъ свою самостоятельность, переходя на этомъ протяженіи непосредственно въ субэпителиальную перепонку или, другими словами, соединяясь и сливаясь съ нею, причемъ на лицо всегда ординарная, а не двойная пограничная пластинка (Таб. 1, рис. 10, 11; Таб. 2, рис. 17, 19, 23; Таб. 3, рис. 24; Таб. 4, рис. 43). Ходъ волоконецъ въ ней у мѣста соединенія продольный (Таб. 2, рис. 16), и въ связь съ этимъ слѣдуетъ поставить существованіе здѣсь ряда овальныхъ отверстій, служащихъ для прохожденія пучковъ нервныхъ волоконъ въ продольную мускулатуру. У cadaго диссепимента, слѣдовательно, имѣется одинъ такой рядъ спереди для задняго моторнаго кольцевого нерва сомита и одинъ рядъ сзади для передняго.

Въ томъ отдѣлѣ целома, который заключаетъ кольцевыя мышцы и располагается между субэпителиальной и субмускулярной пограничными пластинками, пограничныя образованія ни въ какомъ случаѣ не отсутствуютъ, но въ задней половинѣ тѣла они развиты крайне слабо. Въ передней половинѣ тѣла здѣсь находятся перепонки (Таб. 1, рис. 7—9), пробѣгающія въ направленіи кольцевыхъ мышцъ и соединяющія указанныя пограничныя пластинки между собой. Длина ихъ бываетъ очень различна—изрѣдка и только въ переднихъ сомитахъ встрѣчаются такія, которыя пробѣгаютъ почти все разстояніе отъ медіанной линіи тѣла до латеральной; большинство оказывается короче, но есть, наконецъ, и такія, которыя наподобіе болѣе или менѣе широкихъ лентъ проходятъ отъ покровнаго эпителія въ продольной мускулатурѣ. Среди этихъ образованій слѣдуетъ отмѣтить одну болѣе постоянную у *N. geniculatus* пограничную пластинку—она начинается недалеко отъ латеральной линіи вентрально и простирается отъ средняго сензитивнаго нерва сомита къ субмускулярной пластин-

кѣ. Отъ того же нерва къ субэпителиальной пластинкѣ проходитъ сходное образованіе, но только медіовентрально, гдѣ этотъ нервъ обособляется отъ покровнаго эпителія. Такимъ образомъ по срединѣ сомита вентрально образуется среди кольцевыхъ мышцъ полная перегородка, стоящая въ связи съ среднимъ сензитивнымъ нервомъ.

Строеніе пограничныхъ пластинокъ слоя кольцевыхъ мышцъ (Таб 1, рис. 7—9) сходно съ тѣмъ, что было описано выше для субэпителиальной пластинки; нѣсколько выдается въ глаза преобладаніе болѣе толстыхъ волоконецъ, идущихъ въ направленіи отъ покровнаго эпителія къ продольной мускулатурѣ, а также большое количество овальныхъ или круглыхъ отверстій, свойственныхъ *membranae fenestratae*. Особенно рѣзко выраженъ указанный ходъ волоконецъ въ самыхъ короткихъ, другими словами, наиболѣе узкихъ пограничныхъ пластинкахъ, которыя часто довольно правильно располагаются между отдѣльными пучками кольцевыхъ мышцъ, въ общемъ соотвѣтствуя складкамъ базальной поверхности покровнаго эпителія.

Въ сомитахъ средней части тѣла описываемыя пограничныя пластинки отсутствуютъ дорзально приблизительно между среднимъ, сензитивнымъ нервомъ и переднимъ диссепиментомъ соотвѣтствующаго сомита. Это обстоятельство объясняется, быть можетъ, присутствіемъ здѣсь діагональных мышечныхъ пучковъ (Таб. 2, рис. 17), располагающихся проксимально отъ кольцевыхъ мышцъ, при чемъ точки прикрѣпленія ихъ находятся съ одной стороны у диссепиментовъ, съ другой въ задней трети сомита. Въ болѣе переднихъ сомитахъ происходитъ постепенное смѣщеніе заднихъ пунктовъ прикрѣпленія этихъ мышцъ, такъ что, наконецъ, они оказываются приблизительно въ срединѣ сомита у средняго, сензитивнаго нерва. Точки прикрѣпленія переднихъ ихъ концовъ также бываютъ у нѣкоторыхъ волоконъ смѣщены нѣсколько назадъ отъ диссепимента.

Въ слоеъ кольцевыхъ мышцъ медіодорзально, за исключеніемъ сомитовъ передней части тѣла, существуетъ пограничная пластинка, пробѣгающая въ продольномъ направленіи (Таб. 2, рис. 14). Представляя непосредственное продолженіе спинного мезентерія целома, она простирается къ покровному

эпителию и такимъ образомъ дѣлится цѣломъ кольцевыхъ мышцъ на двѣ симметричныя части, правильнѣе выражаясь, отдѣляетъ целомическій выростъ правой стороны отъ такового же образованія лѣвой. По своей структурѣ описываемая пограничная пластинка не отличается отъ прочихъ находящихся въ слое кольцевыхъ мышцъ, однако дистальная ея часть, черезъ которую проходятъ волокна этихъ мышцъ, распадается на отдѣльныя пограничныя волокна. На поперечномъ разрѣзѣ здѣсь получается какъ-бы висточка.

Отъ выше описанныхъ узкихъ пограничныхъ пластинокъ слоя кольцевыхъ мышцъ лишь одинъ шагъ къ болѣе или менѣе сильно развитымъ пограничнымъ тяжамъ и волокнамъ, пробѣгающимъ въ цѣломъ этого слоя (Таб. 1, рис. 7—9). Ходъ ихъ по большей части является довольно неопредѣленнымъ. Тамъ и сямъ пробѣгаютъ они ввидѣ дугъ или зигзагомъ, мѣстами соединяясь съ сосѣдними пограничными образованіями. Такія волокна могутъ образовывать широко—петлистую, совершенно неправильную сѣть, что мы встрѣчаемъ всюду въ головной лѣпасти (Таб. 2, рис. 18) и преимущественно въ самыхъ переднихъ сомитахъ тѣла. Возможно, что въ нѣкоторыхъ случаяхъ мы имѣемъ здѣсь дѣло просто со спавшимися кровеносными сосудами, о чемъ рѣчь будетъ еще впереди. Какъ видоизмѣненіе описываемыхъ пограничныхъ волоконъ является мѣстами расширение ихъ въ узкія пограничныя пластинки (Таб. 1, рис. 7); такъ, напр., иногда между пучковъ кольцевыхъ мышцъ встрѣчаются пробѣгающія въ кольцевомъ направленіи узкія пограничныя пластинки, которыя только своими заостренными концами переходятъ въ субэпителиальную или субмускулярную перепонки.

Все разнообразіе пограничныхъ образованій слоя кольцевыхъ мышцъ *N. geniculatus* всего проще объясняется редукціей пограничныхъ пластинокъ, пробѣгавшихъ въ кольцевомъ направленіи; разныя стадіи этого процесса налицо: сначала появленіе небольшихъ круглыхъ или овальныхъ отверстій (Таб. 1, рис. 8), затѣмъ увеличеніе этихъ отверстій, благодаря чему пограничныя пластинки разбиваются на отдѣльныя, какъ бы самостоятельные участки (Таб. 1, рис. 9), и наконецъ превращеніе этихъ участковъ въ узкія пластинки или волокна при чрезмѣрномъ увеличеніи указанныхъ отверстій (Таб. 1, рис. 7).

Подобныя описаннымъ сѣти пограничныхъ волоконъ встрѣчаются иногда въ полости пароподій или даже въ центральномъ целомѣ тѣла близъ пароподій и, преимущественно, у брюшныхъ продольныхъ мышцъ. Повидимому, съ настоящими *membranae fenestratae* имѣемъ мы дѣло въ центральномъ целомѣ спереди и сзади отъ каждаго пароподія. Перепонокъ эти располагаются близъ субэпителиальной пластинки и очень богаты большими и малыми отверстіями, что придаетъ имъ видъ отдѣльныхъ узкихъ пограничныхъ пластинокъ, связанныхъ между собою.

Наконецъ, хорошо развитая пограничная пластинка всегда находится въ целомѣ у брюшныхъ продольныхъ мышцъ. Она представляетъ продолженіе уже указанной выше пластинки кольцевыхъ мышцъ, сопровождающей средній нервъ сомита. Отходя отъ нерва, она огибаетъ боковую поверхность вентральной мышечной ленты, при чемъ все время базируется на субмускулярной перепонкѣ послѣдней, а въ своемъ свободномъ краѣ заключаетъ протокъ нефридія, который такимъ образомъ все время до вступленія въ покровный эпителий оказывается покрытымъ пограничной перепоной. Описываемая пластинка по проксимальной поверхности мышечной ленты доходить до латерального края субмускулярной мембраны и затѣмъ наподобіе свободного края послѣдней идетъ къ переднему диссепименту даннаго сомита. Соединяясь съ диссепиментальной пограничной перепоной (Таб. 4, рис. 45), она заканчивается, при чемъ нефридій, лежавшій въ ея свободномъ краѣ, включается въ пограничную перепонку диссепимента. Указанную пограничную пластинку можно назвать подвѣской нефридія.

Отъ субмускулярной пограничной перепонки въ продольныя мышцы отходятъ отдѣльныя пограничныя волокна (Таб. 1, рис. 7, 8), которыя въ переднихъ сомитахъ тѣла встрѣчаются очень рѣдко, тогда какъ въ среднихъ сомитахъ широко распространены. Волокна эти идутъ обыкновенно перпендикулярно къ субмускулярной перепонкѣ и, проникая среди мышечныхъ пучковъ бѣльшею частью лишь недалеко, образуютъ хорошо выраженные продольные ряды. Толщина волоконъ бываетъ очень различна, къ концу они становятся тоньше и могутъ въ незначительной мѣрѣ вѣтвиться.

Черезъ всю толщу продольныхъ мышцъ проходятъ пограничныя образованія диссепиментовъ, и А. Е. Grube еще въ 1838 году относительно *Eunice harassii* Aud. и Edw. указываетъ (стр. 38), что въ продольной мускулатурѣ видны „Streifen, an welchen sich die Dissepimente befestigen“ (см. также его fig. 1, 2, 6 Taf. 2). С. Тимофеевъ (1910 стр. 105) находилъ здѣсь прослойки соединительнаго вещества. Эти пограничныя образованія (Таб. 2, рис. 19) отходятъ на мѣстахъ межсомитныхъ бороздокъ отъ субэпителиальной пограничной перепонки, которая присутствуетъ здѣсь только одна, такъ какъ, на что выше было указано, субмускулярная пластинка здѣсь бываетъ слита съ субэпителиальной или недифференцирована отъ нея. Диссепиментъ въ продольной мускулатурѣ состоитъ изъ ряда узкихъ пограничныхъ пластинокъ (Таб. 2, рис. 20, 21), которыя поставлены по длинѣ названныхъ мышцъ перпендикулярно къ субэпителиальной пограничной перепонкѣ. Мышечныя волокна ввидѣ маленькихъ пучковъ проходятъ между пограничныхъ пластинокъ диссепимента не прерываясь. Въ этомъ я вполне могу подтвердить данныя Е. Claparède'a (1869), J. W. Spengel'a (1881), Et. Jourdan'a (1887) и С. Тимофеева (1910). Однако утоньшеніе мышечныхъ волоконъ здѣсь имѣетъ мѣсто: въ самыхъ же переднихъ сомитахъ лишь периферически дистально проходящія мышечныя волокна пропикаютъ изъ одного сомита въ другой, прочія идутъ, повидимому, отъ одного диссепимента до другого.

Пограничныя пластинки диссепимента по ширинѣ равняются пространству между заднимъ кольцевымъ нервомъ одного сомита и переднимъ слѣдующаго за нимъ (ср. Таб. 2, рис. 23). Къ этимъ пластинкамъ можно отнести еще толстыя пограничныя волокна (Таб. 2, рис. 19), которыя пробѣгаютъ спереди и сзади отъ нихъ, начинаясь уже за соответствующими кольцевыми нервами. Приблизительно ту же ширину, какъ диссепиментальныя пограничныя пластинки (Таб. 2, рис. 23) имѣетъ и межсомитная борозда эпителія, состоящая изъ выше описанныхъ клѣтокъ съ опорными волокнами.

Диссепиментальныя пластинки представляютъ ясное волокнистое строеніе (Таб. 2, рис. 22, 23), будучи образованы хорошо дифференцированными волокнами, пробѣгающими по длинѣ пластинки. Однако проксимально эта волокнистость



неясна, такъ какъ по мѣрѣ приближенія къ проксимальной поверхности продольной мышечной ленты пластинки диссепимента становятся уже (Таб. 2, рис. 19) и у самого края представляются ввидѣ очень узкихъ пограничныхъ тяжей или волоконъ. Здѣсь они вступаютъ въ соединеніе другъ съ другомъ (Таб. 2, рис. 21), образуя узкую полосу съ характеромъ сѣти. Въ общемъ каждая диссепиментальная пограничная пластинка является ввидѣ чрезвычайно высокаго равносторонняго треугольника, расположеннаго своимъ основаніемъ на субэпителиальной перепонкѣ.

Описанныя отношенія свойственны послѣднимъ изъ переднихъ сомитовъ; какъ впередъ такъ и назадъ въ тѣлѣ отношенія эти измѣняются.

Въ сомитахъ средней части тѣла происходитъ расщепленіе каждой диссепиментальной пограничной пластинки (Таб. 2, рис. 22, 23; Таб. 3, рис. 24, 25; Таб. 4, рис. 43, 45) по длинѣ на двѣ, располагающихся одна за другой, совершенно одинаковыхъ и болѣе узкихъ, чѣмъ вышеописанныя пластинки. Другъ отъ друга онѣ отдѣлены узкой щелью, и въ перепонку диссепимента, раздѣляющую целомическія полости, подъ дорзальной мускулатурой переходитъ непосредственно передняя изъ нихъ, тогда какъ задняя стоитъ почти внѣ всякой связи съ этой перепонкой. Отношенія диссепиментальныхъ пограничныхъ пластинокъ брюшныхъ мышцъ къ указанной перепонкѣ оказываются обратными описанному для спинныхъ мышцъ. Соответственно раздѣленію пограничныхъ образований межсомитная полоса опорныхъ элементовъ эпителія подраздѣляется узкимъ промежуткомъ также на двѣ (Таб. 2, рис. 23).

У *Notocirrus geniculatus* мнѣ случайно не удалось наблюдать тѣхъ сомитовъ, гдѣ расщепленіе пограничныхъ диссепиментальныхъ пластинокъ появляется впервые. По аналогіи съ прочими Eunicidae можно съ увѣренностью сказать, что это имѣетъ мѣсто при переходѣ сомитовъ передней части тѣла въ сомиты средней и можетъ служить между прочимъ для характеристики тѣхъ и другихъ. У *Lumbriconereis fragilis* O. F. Müll. расщепленіе указанныхъ пластинокъ начинается съ 20. сомита, т. е. правильно съ мѣста перехода пищевода въ среднюю кишку. Первымъ признакомъ этого расщепленія является появленіе маленькой щели въ дистальной части диссепиментальной пограничной пластинки (Таб. 3,

рис. 29). На протяженіи приблизительно 5 сомитовъ процессъ расщепленія выливается въ описанную типичную форму. Я полагаю, что это явленіе слѣдуетъ поставить въ связь съ распространеннымъ у Eupicidae и очень легко происходящимъ обрываніемъ тѣла, имѣющимъ мѣсто въ среднихъ, содержащихъ половые продукты сомитахъ.

Въ самыхъ переднихъ сомитахъ тѣла измѣненіе строенія диссепиментовъ бываетъ совершенно иного рода. Здѣсь поясъ сѣти постепенно расширяется (Таб. 3, рис. 26, 27), такъ что весь диссепиментъ является образованнымъ такою сѣтью, и пограничныя пластинки отъ самаго своего основанія анастомозируютъ другъ съ другомъ. Въ поперечномъ разрѣзѣ тѣла диссепиментъ кажется наконецъ (Таб. 3, рис. 28) настоящей *membrana fenestrata*, черезъ отверстія которой немногіе мышечныя пучки изъ одного сомита проходятъ въ другой. Наибольшей мощности эти диссепиментальныя сѣти достигаютъ въ сомитахъ, которые слѣдуютъ за содержащими челюстной аппаратъ, гдѣ продольныя мышечныя ленты оказываются максимальной толщины. По направленію назадъ продольная мускулатура дѣлается тоньше, и въ задней половинѣ тѣла ея ленты ввидѣ неширокихъ дугъ ограничиваютъ полость целома.

На проксимальной границѣ продольной мускулатуры волокна выше описанныхъ пограничныхъ образованій непосредственно переходятъ въ пограничныя перепонки (Таб. 2, рис. 19, 21; Таб. 3, рис. 26; Таб. 4, рис. 43, 45), представляющія главную составную часть диссепиментовъ целома. Каждый изъ нихъ образованъ пограничной перепонкой и двумя слоями целотелія, покрывающими ее съ той и другой стороны, при чемъ перепонка эта всегда бываетъ ординарной; двойной перепонки, какъ это описываетъ С. Тимофеевъ (1910) для *E. harassii*, мнѣ наблюдать не приходилось. На тѣхъ мѣстахъ, гдѣ продольныя мышцы отсутствуютъ, пограничная перепонка диссепимента соединяется съ другими пограничными образованіями— у боковой линіи тѣла съ субэпителиальной перепонкой покрова, медіовентрально съ такой же перепонкой брюшной цѣпочки, въ бока отъ этой послѣдней и медіодорзально съ субмускулярной пограничной пластинкой.

Диссепиментальныя перепонки образуютъ перегородки безъ отверстій между отдѣльными сомитами, мышечныя образованія въ нихъ отсутствуютъ. Здѣсь слѣдуетъ указать, что

между параподіальными мышцами существуют такія, которыя, повидимому, непрерывно идутъ отъ проксимальнаго конца щетинковаго мѣшка одного параподія къ дистальному отдѣлу сосѣдняго. Однако при ближайшемъ разсмотрѣніи оказывается, что этотъ прорывъ диссепимента и нарушение ме-тамеріи лишь кажущееся, а именно: диссепиментальная пограничная перепонка раздѣляетъ мышечный пучекъ на двѣ части (ср. Таб. 6, рис. 65), изъ которыхъ одна прикрѣпляется однимъ своимъ концомъ на проксимальной части щетинковаго мѣшка, а другимъ на диссепиментальной пластинкѣ непосредственно возлѣ покровнаго эпителія. Другая часть мышечнаго пучка прикрѣпляется на томъ-же мѣстѣ диссепиментальной пограничной пластинки, но со стороны слѣдующаго сомита, и идетъ къ дистальной части щетинковаго мѣшка этого послѣдняго. Эти двѣ мышцы даютъ впечатлѣніе одного мышечнаго пучка тѣмъ болѣе, что диссепиментальная перепонка между ними обыкновенно нѣсколько смѣщена въ сторону отъ межсомитной борозды. Подобные мышечные пучки С. Тимофеевъ (1910) описываетъ у *E. harassii*, считая ихъ за одну мышцу.

Что касается структуры пограничной перепонки диссепимента, то она смотря по мѣсту бываетъ довольно различна. Въ общемъ она въ среднихъ сомитахъ тѣла не отличается отъ субэпителіальной пограничной пластинки. Въ частности возлѣ продольныхъ мышцъ волокна въ описываемой перепонкѣ образуютъ мелкую сѣть, въ которой выдѣляются болѣе толстыя волокна, представляющія непосредственное продолженіе пограничныхъ образований продольной мускулатуры. Далѣе эти волокна, постепенно становясь тоньше, уже не выдѣляются среди другихъ. Однако въ большей части пограничной перепонки диссепимента до самой кишки (Таб. 3, рис. 30) хорошо выраженные волокна пробѣгаютъ обыкновенно параллельно другъ другу по нормали къ поверхности этой послѣдней. Въ вентральной части диссепимента ходъ волоконъ пограничной перепонки не позволяетъ подмѣтить особой правильности, быть можетъ, вслѣдствіе присутствія здѣсь въ ней кровеносныхъ сосудовъ, но часто и въ другихъ участкахъ нельзя подмѣтить какой-либо правильности въ ходѣ волоконъ.

Въ среднихъ сомитахъ тѣла пограничная пластинка диссепимента вентрально, между двумя большими кровеносными

сосудами бываетъ довольно сильно утолщена (Таб. 3, рис. 31), и на этомъ утолщенномъ мѣстѣ на ней находится большое количество маленькихъ овальныхъ или круглыхъ углубленій, образованія отверстій здѣсь однако не происходитъ. Въ переднихъ сомитахъ на этомъ мѣстѣ утолщенія пограничной пластинки не наблюдается, а въ вентральной части диссепимента вообще волокна пограничной перепонки бываютъ хорошо развиты и идутъ параллельно поверхности фарингеальнаго мѣшка ввидѣ волнистыхъ линій.

Въ сагиттальной медіанной плоскости тѣла диссепиментальныя перепонки соединяются съ продольными, непрерывно проходящими черезъ все почти тѣло пограничными перепонками дорзальнаго и вентральнаго мезентеріевъ, а между ними съ пограничными образованіями стѣнки кишечника. Слѣдуетъ отмѣтить, что каждый диссепиментъ вовсе не представляетъ единого цѣлаго, скорѣе налицо два независимыхъ образованія—правая и лѣвая половина одного диссепимента, а именно: соединенія съ мезентеріемъ соотвѣтствующихъ половинъ диссепимента обыкновенно не совпадаютъ, они располагаются на нѣкоторомъ, хотя болѣею частью очень незначительномъ разстояніи одно за другимъ—указаніе на независимое происхожденіе обоихъ целомическихъ мѣшковъ каждого сомита тѣла, которое можно поставить въ параллель съ данными Т. Н. Morgan'a (1892) и С. Cori (1892).

Строеніе мезентеріевъ совершенно сходно съ строеніемъ диссепиментовъ, т. е. между двумя слоями целотелія располагается пограничная перепонка. Она содержитъ (Таб. 3, рис. 32) обыкновенно болѣе или менѣе хорошо развитыя волокна, которыя пробѣгаютъ параллельно другъ другу отъ периферіи тѣла въ кишечнику. Пограничная перепонка брюшного мезентерія (Таб. 1, рис. 4, 5, 6) вентрально переходитъ въ субэпителиальную пластинку брюшной цѣпочки; перепонка спинного мезентерія (Таб. 2, рис. 14; Таб. 3, рис. 32) соединяется съ субмускулярной пограничной пластинкой, причемъ какъ непосредственное ея продолженіе является уже описанная раньше пограничная пластинка кольцевой мускулатуры, пробѣгающая медіодорзально и дѣлящая целомъ слоя кольцевыхъ мышцъ на два симметричныя отдѣла, правый и лѣвый въ каждомъ сомитѣ. Проксимально пограничная перепонка мезентеріевъ переходитъ въ соотвѣтственное образованіе кишки.

Въ пограничной перепонкѣ дорзальнаго мезентерія проходитъ спинной кровеносный сосудъ (Таб. 3, рис. 34; Таб. 4, рис. 40, 41), и на этомъ мѣстѣ развивается новый компонентъ мезентеріальной перегородки—слой кольцевыхъ мышцъ указаннаго сосуда. Мышечныя волокна располагаются между базальными частями целотеліальныхъ клѣтокъ, которыя частью дифференцированы на подобіе хлорогенной ткани и покрываютъ собою непосредственно прилежающія въ пограничной пластинкѣ мезентерія мышцы. Каждая мышечная клѣтка проходитъ только съ правой или лѣвой стороны мезентерія, не проникая черезъ его пограничную перепонку на другую сторону, такъ что кольцевая мускулатура спинного сосуда состоитъ изъ двухъ симметрическихъ частей.

То-же самое приходится сказать и о брюшномъ кровеносномъ сосудѣ, проходящемъ въ пограничной перепонкѣ вентральнаго мезентерія (Таб. 1, рис. 4—6), но здѣсь развитъ не сплошной мышечный слой, а лишь мышечное кольцо, располагающееся въ целомѣ свободно въ самомъ переднемъ отдѣлѣ сомита и образованное изъ 2 симметричныхъ половинокъ.

Мнѣ остается описать пограничныя образованія кишечника *N. geniculatus*, причемъ сложныя отношенія въ его фарингеальной части я здѣсь разбирать не буду.

Эпителий кишечника на всемъ его протяженіи подостланъ субэпителиальной пограничной перепонкой, которая, какъ уже было выше указано, у рта и анальнаго отверстія непосредственно переходитъ въ субэпителиальную пластинку покрововъ. По структурѣ она отличается отъ этой послѣдней нѣсколько болѣе грубыми волокнами, образующими съѣтъ болѣе широкопетлистую. На средней кишкѣ (Таб. 3, рис. 33) ходъ волоконъ въ ней преимущественно кольцевой. Кнаружи на субэпителиальной перепонкѣ этого отдѣла кишечника располагаются слабо развитые пучки продольныхъ мышцъ, а за ними слѣдуетъ болѣе значительный слой кольцевой мускулатуры, со стороны целома покрытый клѣтками целотелія. Часто субэпителиальная пограничная перепонка представляетъ совершенно ровную поверхность какъ со стороны эпителия средней кишки, такъ и со стороны продольныхъ мышцъ; часто однако-же приходится видѣть, что между пучками этихъ послѣднихъ на описываемой перепонкѣ располагаются гребни или складки, идущіе въ продольномъ направленіи. Образова-

ніе этихъ гребней, быть можетъ, вызывается сокращеніемъ слоя кольцевыхъ мышцъ, но возможно, что здѣсь мы имѣемъ дѣло со спавшимися сосудами висцеральнаго плексуса, о чемъ рѣчь будетъ еще впереди. Дистальный край гребня кажется какъ-бы зазубреннымъ или разорваннымъ. Волокна въ этихъ пограничныхъ образованіяхъ пробѣгаютъ довольно правильно какъ и въ субэпителиальной перепонкѣ, т. е. отъ основанія гребня къ свободному краю.

На пищеводѣ (Таб. 3, рис. 34) подъ субэпителиальной пластинкой располагается довольно толстый слой кольцевыхъ мышцъ, за нимъ слѣдуютъ незначительные пучки продольной мускулатуры и снаружи слой целотеліальныхъ клѣтокъ. Отъ субэпителиальной перепонки отходятъ обыкновенно неширокія пограничныя пластинки, а иногда и очень узкіе тяжи, которые проникаютъ черезъ слой кольцевой мускулатуры до продольной. Волокна въ нихъ бываютъ сильно развиты и идутъ по длинѣ этихъ образованій, т. е. перпендикулярно къ субэпителиальной перепонкѣ. На поверхности кольцевыхъ мышцъ, а иногда также среди продольныхъ мышечныхъ пучковъ и дистально надъ ними эти пограничныя пластинки и тяжи соединяются другъ съ другомъ, образуя родъ неправильной сѣти на поверхности пищевода. Въ дальнѣйшемъ изложеніи намъ еще придется дополнить картину пограничныхъ образованій пищевода при описаніи кровеносной системы.

Здѣсь будетъ уместно сказать нѣсколько словъ относительно клѣточной соединительной ткани *Notocirrus geniculatus*. Какъ у многихъ другихъ Polychaeta, у описываемой формы существуетъ соединительная ткань целотеліальнаго происхожденія, неимѣющая основного вещества. Развита она здѣсь неособенно сильно — у спинного сосуда и на нѣкоторыхъ болѣе мелкихъ сосудахъ, а главнымъ образомъ въ целомическихъ выростахъ слоя кольцевыхъ мышцъ, особенно въ среднихъ сомитахъ тѣла (Таб. 1, рис. 10, 11; Таб. 2, рис. 17). Развѣтіе ея въ послѣднемъ случаѣ, мнѣ кажется, слѣдуетъ поставить въ связь съ редукціей пограничныхъ образованій слоя кольцевыхъ мышцъ *Notocirrus geniculatus*.

Целотеліальная соединительная ткань кольцевой мускулатуры среднихъ сомитовъ тѣла представляется ввидѣ рыхлой клѣточной ткани (Таб. 1, рис. 10). Мѣстами въ ней встрѣчаются волокна (Таб. 1, рис. 11), около которыхъ располага-



ются овально удлинённые ядра ихъ клѣтокъ. Волокна эти пробѣгаютъ въ разныхъ направленіяхъ по всему слою кольцевыхъ мышцъ, располагаясь обыкновенно неособенно тѣсно другъ возлѣ друга. Такія-же волокна я находилъ у *Arabella quadristriata* Ehl. не только въ кольцевой мускулатурѣ, но и на кишкѣ въ ея целотеліальномъ слоѣ и на сосудахъ въ этомъ-же слоѣ.

Пучки кольцевыхъ мышцъ и ихъ пограничныя образования у *N. geniculatus* свободно проходятъ среди описываемой ткани.

Ея целотеліальное происхожденіе не подлежитъ ни малѣйшему сомнѣнію, такъ какъ, располагаясь въ целомѣ, она постоянно переходитъ въ целотелій безъ всякаго разграниченія. Въ переднихъ сомитахъ ткань эта или совсѣмъ неразвита или представлена очень слабо, напротивъ въ нѣкоторыхъ сомитахъ средней части тѣла она окружаетъ (Таб. 1, рис. 10) целомическія полости кольцевой мускулатуры, а иногда и совершенно ихъ заполняетъ (Таб. 1, рис. 11).

У кровеносныхъ сосудовъ целотеліальная соединительная ткань носитъ характеръ пузырьчатой ткани.

Съ системой пограничныхъ образований тѣснѣйшимъ образомъ связана кровеносная система. Въ мои задачи не входитъ дать подробный очеркъ топографической анатоміи этой послѣдней, и въ дальнѣйшемъ я буду касаться анатоміи лишь въ общихъ чертахъ, обращая главное вниманіе на описаніе строенія сосудовъ.

Центральнымъ отдѣломъ кровеносной системы *N. geniculatus* являются сосуды въ стѣнкѣ средней кишки (Таб. 4, рис. 35), образующіе настоящую сѣть, петли которой обыкновенно очень сильно варьируютъ по ихъ развитію и формѣ. Однако иногда сѣть эта оказывается чрезвычайно правильной, такъ, напр., въ среднихъ сомитахъ средней части тѣла можно наблюдать сѣть съ прямоугольными петлями одинаковой почти величины. Сосуды кишечнаго плексуса (Таб. 4, рис. 35; ср. Таб. 6, рис. 74) заложены въ субэпителиальной перепонкѣ кишки, и единственной составной частью ихъ стѣнокъ является эта пограничная перепонка, структура которой уже была описана выше. Кровеносные сосуды представляютъ такимъ образомъ собственно лишь щели въ этой перепонкѣ, и правильно было-бы сказать, что, если въ сосудахъ безу-

словно нѣтъ никакого внутренняго эндотелія, то равнымъ образомъ они не имѣютъ и собственной интимы—ихъ стѣнка образована только субэпителиальной пограничной перепонкой кишки, которую однако назвать по этому интимой мы не имѣемъ достаточныхъ основаній. Правда, если за интиму принимать всякій неклѣточный, ограничивающій сосудъ изнутри слой, не обращая вниманія на взаимоотношенія этого послѣдняго, то и обѣ пластинки-проксимальная и дистальная стѣнки сосуда, получившіяся путемъ расщепленія субэпителиальной перепонки кишки, будутъ представлять интиму. Я однако предпочелъ-бы въ этомъ случаѣ, гдѣ на лицо наипростѣйшее состояніе кровеноснаго сосуда, сказать, что здѣсь не образовалось еще собственныхъ стѣнокъ и для сосуда является характернымъ его полость, какъ просто щель въ пограничной перепонкѣ. Въ подобныхъ случаяхъ слова *A. Lang'a* (1904, стр. 177) „daß man bisher viel zu sehr das Lumen de Gefäßsystems in den Vordergrund gestellt hat, während die Wandung, besonders der kontraktilen Zentralkteile, in der Theorie ziemlich vernachlässigt worden ist. Und doch wird das Lumen nur durch die Wandung charakterisiert“—эти слова слѣдуетъ, какъ придется показать въ дальнѣйшемъ, принимать съ извѣстнымъ ограниченіемъ.

Въ сомитахъ задней половины тѣла средняя кишка (Таб. 4, рис. 35, 43) бываетъ расширена на мѣстахъ диссепиментовъ, которые какъ-бы тянутъ стѣнку кишки въ периферію, въ серединѣ-же соотвѣтствующихъ сомитовъ кишка является суженной, и на этихъ суженныхъ отдѣлахъ, особенно латерально, сѣтъ кровеносныхъ сосудовъ оказывается очень сильно развитой. Вѣтви, соединяющія висцеральный плексусъ съ брюшнымъ и спиннымъ сосудами, располагаются однако главнымъ образомъ на мѣстахъ диссепиментовъ. Въ передней половинѣ тѣла междиссепиментальные суженія сначала совершенно сглаживаются, а далѣе средняя кишка бываетъ или равномерной широкой или расширенія на ней располагаются уже въ серединѣ сомита. Соотвѣтственно съ этимъ сосуды въ ея стѣнкѣ представляютъ болѣе равномерное развитіе по всей длинѣ сомита.

Въ стѣнкѣ пищевода *N. geniculatus* находится также большое количество сосудовъ. Мѣстами пограничные тяжи на его поверхности представляются ввидѣ сѣти кровенос-

ныхъ сосудовъ (Таб. 3, рис. 34), которая бываетъ, правда, слабо развитой. Черезъ посредство пограничныхъ образованій, находящихся въ мускулатурѣ пищевода, эти поверхностные сосуды стоятъ въ связи съ стѣю сосудовъ, располагающихся въ субэпителиальной пограничной перепонкѣ этого отдѣла кишечника. Характерною его особенностью является развитіе слѣпо заканчивающихся сосудовъ (Табл. 3, рис. 34; Табл. 4, рис. 37), которые отъ субэпителиальной перепонки проникаютъ въ самый эпителий пищевода, раздвигая его клѣтки. Это обстоятельство, быть можетъ, слѣдуетъ поставить въ связь съ образованіемъ даннымъ эпителиемъ значительныхъ выростовъ, вдающихся въ просвѣтъ кишечника. Въ распределеніи слѣпыхъ сосудовъ кидается въ глаза извѣстная правильность, а именно: они располагаются вокругъ пищевода по спиральнымъ линіямъ. Развѣты эти сосуды обыкновенно незначительно, рѣдко попадаются довольно крупные сосуды. Что касается ихъ гистологическаго строенія, а также и вообще всѣхъ сосудовъ пищевода, то сходно съ описаннымъ для средней кишки ихъ стѣнка образована только пограничной перепонкой, въ которой они проходятъ. Слѣпые сосуды можно считать за мѣстные выросты субэпителиальной перепонки и поставить ихъ въ параллель къ пограничнымъ волокнамъ, проникающимъ, какъ мною было описано, отъ субэпителиальной пластинки покровнаго эпителия между его клѣтокъ. Нужно лишь допустить, что эти волокна васкуляризировались, т. е. стали полыми.

Въ переднемъ отдѣлѣ пищевода сосуды стѣнки кишечника постепенно редуцируются и затѣмъ совершенно исчезаютъ.

Главные стволы кровеносной системы—*vas ventrale* и *vas dorsale*—заложены у *Notocirrus geniculatus* въ соответственныхъ мезентеріяхъ, которые, какъ выше было указано, ввидѣ непрерывныхъ пластинокъ проходятъ почти черезъ всю длину метамернаго тѣла.

Брюшной сосудъ (Таб. 1, рис. 4—6), проходитъ вблизи брюшной цѣпочки, и соответствующій дистальный отдѣлъ мезентерія бываетъ обыкновенно очень короткимъ. Самъ сосудъ всегда является хорошо развитымъ, но строеніе его стѣнки очень просто—оно совершенно сходно съ описаннымъ для сосудовъ кишечника, и брюшной сосудъ представляетъ

не что иное, какъ каналобразную щель въ пограничной пластинкѣ брюшного мезентерія. Стѣпка образована только пограничной пластинкой, которая снаружи покрыта слоемъ обыкновеннаго целотелія и которая является болѣе гранулярной, чѣмъ волокнистой. Такая структура въ общемъ характерна для стѣнки сосудовъ. Отверстія, которыя часто встрѣчаются въ пограничныхъ перепонкахъ, здѣсь, конечно, отсутствуютъ.

Въ среднихъ сомитахъ тѣла иногда приходится видѣть, что брюшной сосудъ состоитъ изъ очень расширенныхъ отдѣловъ, занимающихъ большую часть протяженія сомита, и изъ суженныхъ, находящихся только въ самой передней части соответствующихъ сомитовъ непосредственно за диссепиментомъ (Таб. 1, рис. 4—5). Просвѣтъ суженныхъ частей бываетъ при этомъ ввидѣ болѣе или менѣе значительной щели, что, быть можетъ, зависитъ отъ сокращенія мышцъ, которыя въ этомъ мѣстѣ находятся возлѣ сосуда. Какъ уже выше было описано, мышцы эти образованы двумя пучками волоконъ, изъ которыхъ одинъ находится въ целомѣ справа отъ сосуда, а другой слѣва. Каждый пучекъ прикрѣпляется однимъ концомъ надъ брюшнымъ сосудомъ, а другимъ подъ нимъ къ пограничной пластинкѣ мезентерія. Естественно, что отъ степени сокращенія этихъ мышцъ зависитъ наполненіе кровью тѣхъ или иныхъ участковъ брюшного сосуда, а слѣдовательно и его общій видъ. Описанныя мышцы являются, вѣроятно, специализированными пучками широко распространенныхъ у Eupicidae мышцъ, идущихъ съ той и другой стороны мезентерія отъ нижней части кишечника къ брюшной цѣпочкѣ. Ихъ точки прикрѣпленія для цѣлей сокращенія опредѣленныхъ участковъ брюшного сосуда оказываются смѣщенными на мезентерій.

На первый взглядъ сходныя съ мышечными волокна можно легко замѣтить на расширенныхъ участкахъ брюшного сосуда. Волокна эти (ср. Таб. 1, рис. 38, 39, 44) располагаются непосредственно на пограничной пластинкѣ послѣдняго и легко могутъ быть приняты за особымъ образомъ дифференцированныя волокна этой пластинки. Однако они находятся не въ самой толщѣ ея а лишь непосредственно къ ней прилегаютъ съ наружной стороны, почему и невозможно считать ихъ за волокна указанной пограничной

перепонки. Съ другой стороны они по своему виду и положенію настолькоъ отличаются отъ мышечныхъ волоконъ *N. geniculatus*, что и въ этимъ образованіямъ ихъ отнести едва ли возможно. Приходится полагать, что здѣсь мы имѣемъ дѣло съ волокнами целотеліальнаго происхожденія, какія были указаны мною при описаніи соединительной ткани въ кольцевой мускулатурѣ *N. geniculatus*, однако вслѣдствіе растяженія стѣнки сосуда волокна здѣсь нѣсколько шире и слабѣе окрашены. Ходъ ихъ большею частью неправильно кольцевой.

Съ сѣтью кровеносныхъ сосудовъ кишечника брюшной сосуда соединяется посредствомъ метамерно расположенныхъ и проходящихъ въ диссепиментахъ сосудовъ. Послѣдніе, въ каждомъ диссепиментѣ справа и слѣва отъ медіанной линіи тѣла по одному, начинаются отъ кишечнаго плексуса снизу и съ соотвѣтственной стороны. Затѣмъ они выходятъ изъ диссепимента въ целомъ слѣдующаго за нимъ сомита, образуя здѣсь пузыреобразныя вздутія (Таб. 4, рис. 38, 39), а далѣе снова вступаютъ въ диссепиментъ и направляются къ брюшному сосуду. Ихъ концевые участки являются лишь щелями диссепиментальной пограничной перепонки, и строеніе вполне сходно съ описаннымъ для сосудовъ кишечника.

Пузыреобразно расширенныя отдѣлы описываемыхъ сосудовъ, располагающіеся свободно въ целомѣ, изнутри выстланы пограничной пластинкой, которая непосредственно переходитъ далѣе въ пограничную перепонку диссепимента. Въ сомитахъ задней половины тѣла эта внутренняя выстилка покрыта только целотеліемъ, въ которомъ располагаются, непосредственно прилегая къ пограничной пластинкѣ, волокна, описанныя выше на брюшномъ кровеносномъ сосудѣ. Ходъ ихъ крайне разнообразенъ, часто они пересѣкаютъ другъ друга подъ разными углами и иногда повидимому вѣтвятся. Во многихъ случаяхъ на нихъ ясно замѣтна поперечная полосатость или, вѣрнѣе, чередованіе слабо и сильно окрашенныхъ участковъ, о чемъ придется говорить подробнѣе при описаніи комиссуральныхъ сосудовъ.

При переходѣ части описываемаго сосуда, идущей отъ кишечника, въ пузыреобразно расширенную располагается скопленіе клѣтокъ (Таб. 4, рис. 39), прикрывающее на подобіе клапана первую изъ нихъ. Клѣтки эти прикрѣпляются

къ пограничной пластинкѣ стѣнки сосуда, однако какой-либо пограничной оболочки вокругъ нихъ или какихъ-нибудь специальныхъ пограничныхъ образований для ихъ прикрѣпленія не наблюдается—это слячіе, но въ прочихъ отношеніяхъ совершенно независимые элементы.

Строеніе стѣнки расширенной части сосуда сильно измѣняется въ сомитахъ передней половины тѣла. Въ ней наблюдается сильно развитый наружный слой кольцевыхъ мышцъ и сравнительно слабый внутренній продольныхъ мышцъ (ср. Таб. 5, рис. 57). Вмѣстѣ съ этимъ хорошо выраженные волокна пограничной пластинки принимаютъ правильный кольцевой ходъ. Картина усложняется еще развитіемъ на пограничной пластинкѣ гребнеобразныхъ выростовъ, идущихъ вдоль по сосуду между пучками продольныхъ мышечныхъ волоконъ и проникающихъ до кольцевой мускулатуры. Относительно строенія этихъ гребней я распространяться здѣсь не буду, такъ какъ пришлось-бы повторять сказанное по этому поводу при описаніи субэпителиальной перепонки средней кишки, отмѣчу лишь, что образованіе ихъ, конечно, обусловлено сокращеніемъ мускулатуры сосуда.

Совершенно своеобразнымъ является строеніе спинного сосуда *N. geniculatus*, который проходитъ въ серединѣ спинного мезентерія (Таб. 3, рис. 34; Таб. 4, рис. 40, 41).

Внутренній слой его стѣнки образованъ, какъ всегда это бываетъ, пограничной пластинкой. Она представляетъ обыкновенно на поперечномъ разрѣзѣ сосуда (Таб. 3, рис. 34; Таб. 4, рис. 40, 41) сильно волнистыя очертанія, такъ какъ по всей его окружности образуются продольныя складки. Обусловлены эти складки, вѣроятно, сокращеніемъ мышцъ стѣнки спинного сосуда; тою-же причиною могутъ быть вызваны и кольцевыя складки, наблюдаемые мѣстами на внутреннемъ слоѣ.

На нѣкоторомъ разстояніи отъ описаннаго слоя располагается другая пограничная перепонка, представляющая слѣдующій слой стѣнки спинного сосуда. По своей структурѣ она отличается отъ присущихъ большинству другихъ сосудовъ пограничныхъ перепонокъ хорошо выраженной волокнистостью (Таб. 3, рис. 34; Таб. 4, рис. 41). Средней толщины волокна пробѣгаютъ въ ней въ продольномъ направ-



леніи, повсюду анастомозируя другъ съ другомъ. Во внутреннемъ слоѣ замѣчается такая-же структура, но гораздо слабѣе выраженная. Подобно послѣднему слою наружный пограничный слой при сокращеніи мускулатуры сосуда образуетъ продольныя складки, но гораздо меньшей величины и поэтому въ гораздо большемъ количествѣ. Эти складки при обычной консервировкѣ и окраскѣ могутъ производить впечатлѣніе продольно проходящихъ широкихъ волоконъ.

Медіодорзально и медіовентрально оба слоя соединяются другъ съ другомъ и далѣе переходятъ въ проксимальную или дистальную часть спинного мезентерія (Таб. 4, рис. 40), однако соединеніе пограничныхъ слоевъ сосуда далеко не вездѣ имѣетъ мѣсто (Таб. 3, рис. 34), и могутъ получаться большіе перерывы, на разстояніи которыхъ соединеніе указанныхъ слоевъ происходитъ только посредствомъ неправильно разбросанныхъ на протяженіи всего сосуда пограничныхъ тяжей (Таб. 4, рис. 41). На мѣстахъ диссепиментовъ (Таб. 4, рис. 42) только наружный пограничный слой соединяется съ перепонкой диссепимента, отношенія-же внутреннего слоя не подвергаются никакимъ измѣненіямъ, и этимъ, конечно, пріобрѣтается большая независимость спинного сосуда.

Пространство между обоими пограничными слоями спинного сосуда бываетъ невелико, ширина его измѣняется въ зависимости отъ степени наполненія сосуда кровью съ одной стороны, и отъ степени сокращенія мышцъ сосуда съ другой. Какъ въ переднихъ (Таб. 3, рис. 34), такъ и въ заднихъ сомитахъ (Таб. 4, рис. 40) здѣсь встрѣчаются только отдѣльные клѣточные элементы веретеновидно-удлиненной формы съ овальнымъ ядромъ посрединѣ, очень похожіе на целотеліальные, содержащіе волокна элементы соединительной ткани въ кольцевой мускулатурѣ. Въ среднихъ сомитахъ тѣла (Таб. 4, рис. 41) описанныя клѣтки образуютъ между пограничными слоями сосуда родъ рыхлой волокнистой ткани. Относительно происхожденія этой ткани я могу лишь высказать предположеніе, что она образуется на счетъ отдѣльныхъ целотеліальныхъ элементовъ, мигрирующихъ въ полость, которая образовалась путемъ расщепленія одной пограничной перепонки, присущей спинному сосуду многихъ другихъ Eunicidae. У *Lumbriconereis fragilis*, напр., этотъ сосудъ

имѣетъ стѣнку, состоящую только изъ внутренней пограничной перепонки, примыкающаго къ ней кольцевого мышечнаго слоя и располагающагося снаружи целотелія.

Къ наружной пограничной пластинкѣ спинного сосуда *N. geniculatus* примыкають кольцевыя мышцы (Таб. 3, рис. 34; Таб. 4, рис. 40, 41), а далѣе располагается целотелій, здѣсь дифференцированный часто на подобіе хлорогеновой ткани (Таб. 4, рис. 40). Кольцевая мускулатура уже была мною описана при дорзальномъ мезентеріи, и остается только отмѣтить, что она можетъ считаться компонентомъ стѣнки сосуда, такъ какъ каждая мышечная влѣтка прикрѣпляется однимъ своимъ концомъ надъ этимъ послѣднимъ, а другимъ подъ нимъ на пограничной пластинкѣ мезентерія.

Въ оболочкѣ, образуемой этой пластинкой, вѣроятно, путемъ расщепленія, пробѣгаетъ вдоль по дорзальному сосуду нервъ (Таб. 3, рис. 34; Таб. 4, рис. 41), располагаясь между дорзальными концами кольцевыхъ мышечныхъ волоконъ и примыкая къ наружному пограничному слою сосуда. Онъ является ввидѣ довольно мощнаго пучка и хорошо дифференцированъ на протяженіи сомитовъ средней части тѣла, къзади въ этихъ сомитахъ онъ постепенно становится тоньше и какъ-бы совершенно исчезаетъ (Таб. 4, рис. 40).

Заканчивая описаніе спинного сосуда, я долженъ указать, что его кольцевой мышечный слой прерывается на мѣстахъ диссепиментовъ. Здѣсь дорзально и нѣсколько съ боку въ спинной сосудъ впадаютъ концы комиссуральныхъ сосудовъ, съ каждой стороны по одному, а медіовентрально съ нимъ соединяется сосудъ, другимъ своимъ концомъ отърывающійся въ плексусъ кишечника. Два или три подобныхъ сосуда располагаются кромѣ того на протяженіи каждаго сомита. Строеніе ихъ стѣнокъ одинаково съ описаннымъ для кишечныхъ сосудовъ, заложены они въ пограничной перепонкѣ мезентерія, соединеніе которой съ пограничными образованиями спинного сосуда и стѣнки кишки было уже выше отмѣчено.

Точно такова-же структура дорзальныхъ концовъ комиссуральныхъ сосудовъ, расположенныхъ въ пограничной пластинкѣ диссепимента. Въ ихъ дальнѣйшемъ ходѣ эти сосуды (Таб. 2, рис. 21; Таб. 4, рис. 43, 42) располагаются

у дорзальныхъ продольныхъ мышцъ уже не въ самомъ диссепиментѣ, а подвѣшены въ нему спереди, т. е. у задней стѣнки соответствующаго сомита, посредствомъ очень узкой перепонки, образованной пограничной пластинкой и покрывающими её двумя слоями целотелія. Слои этой подвѣсочной перепонки непосредственно переходятъ въ соответствующія образованія диссепимента, а самый сосудъ является ни чѣмъ инымъ, какъ полостью въ свободномъ краѣ ея пограничной пластинки. Развитие подобныхъ отношеній весьма просто объясняется выпячиваніемъ заложеннаго въ диссепиментѣ сосуда въ сторону одного изъ прилегающихъ целомическихъ сомитовъ, дальнѣйшимъ его отшнуровываніемъ отъ диссепимента и, наконецъ, расположеніемъ на нѣкоторомъ разстояніи отъ этого послѣдняго.

Брюшной отдѣлъ описываемаго комиссуральнаго сосуда (Таб. 4, рис. 45) располагается въ пограничной перепонкѣ диссепимента вблизи вентральныхъ продольныхъ мышцъ. Соединяясь съ описаннымъ выше сосудомъ, идущимъ отъ вѣшечнаго плексуса и имѣющимъ пузыреобразное расширеніе, онъ впадаетъ въ брюшной сосудъ, не выходя изъ диссепимента. Отъ этого отдѣла комиссуральнаго сосуда берутъ начало многочисленныя вѣтви, которыя идутъ въ целомъ слѣдующаго назадъ сомита, здѣсь, вѣтвясь, достигаютъ почти до слѣдующаго диссепимента и затѣмъ слѣпо заканчиваются.

Сходныя отношенія представляетъ также сосудъ, идущій надъ нефридіальнымъ протокомъ (Таб. 4, рис. 45) изъ пароподія до диссепимента, гдѣ онъ вблизи брюшного сосуда соединяется съ описаннымъ комиссуральнымъ сосудомъ, а именно: отъ него отходитъ много вѣтвей въ полость целома соответствующаго сомита, которыя затѣмъ могутъ вѣтвиться и слѣпо заканчиваются — такимъ образомъ получается система сосудовъ совершенно сходная съ описанной выше на комиссуральномъ сосудѣ. Самъ описываемый сосудъ заложенъ въ краѣ узкой перепонки, переходящей далѣе въ пограничную пластинку, окружающую нефридіальный протокъ.

На счетъ развѣтвленій слѣпо заканчивающихся сосудовъ въ целомѣ, особенно въ отдѣлѣ его у пароподія, можно бываетъ наблюдать образованіе настоящихъ сосудистыхъ стѣтей.

Слѣдуетъ еще указать, что въ целомъ предшествующаго сомита комиссуральные сосуды совершенно не даютъ вѣтвей.

Что касается строенія всѣхъ указанныхъ сосудовъ, то ихъ стѣнка всегда образована пограничной пластинкой, принадлежащей или пограничной перепонкѣ диссепимента или представляющей выросты послѣдней, куда можно, вѣроятно, отнести и сосудъ нефридія съ его вѣтвями. Снаружи на пограничной пластинкѣ располагается слой целотелія. Структура пограничной пластинки является болѣе гранулярной, чѣмъ фибриллярной.

Въ сомитахъ средней части тѣла въ стѣнкѣ описываемыхъ сосудовъ постоянно встрѣчаются хорошо развитыя волокна целотеліальнаго происхожденія (Таб. 4, рис. 44), которыя непосредственно прилегаютъ къ пограничной пластинкѣ снаружи и охватываютъ сосудъ на подобіе кольцевыхъ мышцъ. Они располагаются не особенно близко другъ возлѣ друга и кажутся довольно тонкими. Кольцевой ходъ ихъ является правиломъ, однако приходится встрѣчать вѣтвленіе волоконъ, причемъ получившіяся вѣтви или сопровождаютъ главную вѣтвь, или принимаютъ другое направленіе. Встрѣчаются волокна съ совершенно неправильнымъ ходомъ. Сравнительно рѣдко они бываютъ совершенно гомогенными, обыкновенно—же состоятъ изъ узлообразно расширенныхъ и суженныхъ участковъ. У *Arabella quadristriata* Ehl. при фиксировкѣ въ сулемѣ съ уксусной кислотой и окраскѣ желѣзнымъ гематовсиномъ по Гейденгайну волокна эти являются гомогенными. Особенно сильно развиты они на дорзальныхъ частяхъ комиссуральныхъ сосудовъ *N. geniculatus* (Таб. 2, рис. 21; Таб. 3, рис. 30; Таб. 4, рис. 44) и здѣсь близко напоминаютъ своимъ строеніемъ поперечно полосатыя мышечныя волокна—они образованы сильно окрашенными, поперечными или нѣсколько наклонными въ продольной оси волокна дисками, между которыми располагаются участки почти совершенно неокрашенные. По своей формѣ диски довольно разнообразны, но болѣею частью ввидѣ короткихъ палочекъ, располагающихся или перпендикулярно, или подъ угломъ въ продольной оси волокна; иногда палочки являются волнообразно или зигзагомъ изогнутыми, однако подмѣтить въ этихъ слу-

чаяхъ существованіе тѣсно прилегающихъ другъ къ другу отдѣльныхъ волоконъ мнѣ не приходилось.

Оба состоянія целотеліальныхъ волоконъ—гладкое и поперечно полосатое, кажутся мнѣ связанными рядомъ постепенныхъ переходовъ и представляютъ или двѣ фазы ихъ физиологической дѣятельности, другими словами, двѣ фазы ихъ сокращенія, resp. растяженія, или двѣ ступени ихъ морфологической дифференцировки.

Целотеліальныя волокна мнѣ приходилось наблюдать у другихъ Polychaeta, напр. въ целомоцитахъ *Glycera capitata* Oerst., но особенно хорошо развитыми я находилъ ихъ у *Amphitrite variabilis* Risso, гдѣ они располагаются не только на сосудахъ, но также на отдѣльныхъ мышечныхъ пучкахъ и образуютъ на средней кишкѣ хорошо выраженный слой кольцевыхъ волоконъ поверхъ слоя кольцевыхъ мышцъ. Относительно этихъ целотеліальныхъ волоконъ на кишкѣ, безусловно, говоритъ А. Dyrssen (19'2, стр. 390): „Bei Amphitrite rubra habe ich merkwürdige Muskelzellen, die der Ringmuskulatur folgen, gefunden. Diese Muskelzellen erinnern lebhaft an die intravasalen Myoblasten von Vejdo vsky und sind im Peritonealgewebe eingebettet“.

Главнымъ образомъ въ сомитахъ передней части тѣла *N. geniculatus*, въ меньшей степени въ средней присутствуютъ небольшіе кровеносные сосуды, проходящіе между волоконъ продольной мускулатуры (Таб. 4, рис. 46) и лишь рѣдко проникающие отсюда въ слой кольцевыхъ мышцъ. Они представляютъ вѣтви спинного, resp. брюшного отдѣла комиссуральныхъ сосудовъ и въ свою очередь могутъ болѣе или менѣе вѣтвиться. Строеніе ихъ стѣнокъ является обычнымъ—внутренній слой образованъ пограничной перепонкой, на которой снаружи здѣсь и тамъ встрѣчаются ядра, совершенно сходныя съ ядрами целотелія. Такія отношенія вполне понятны для сосуда, проходящаго въ целомѣ, но для сосуда, расположеннаго въ продольной мускулатурѣ, присутствіе наружнаго целотеліальнаго слоя является страннымъ, и дѣйствительно рѣдкое расположеніе ядеръ заставляетъ предположить, что мы имѣемъ здѣсь дѣло не съ настоящимъ целотеліемъ, а лишь съ отдѣльными амебоцитами целотеліальнаго происхожденія, которые попали на стѣнку сосуда и которые вообще встрѣчаются разсѣянными среди волоконъ продольныхъ мышцъ.

Изслѣдуя описываемые сосуды, часто приходится видѣть, что просвѣтъ ихъ исчезаетъ и самый сосудъ при этомъ слѣпо за-  
ванчивается. Нерѣдко однако—же по исчезновеніи просвѣта  
сосудъ продолжается ввидѣ пограничнаго тяжа, переходящаго  
далѣе въ другія пограничныя образованія продольной муску-  
латуры. Быть можетъ, мы имѣемъ здѣсь дѣло съ концевымъ  
участкомъ сосуда, стѣнки котораго совершенно спались, но  
дальнѣйшее соединеніе съ другими пограничными образова-  
ніями позволяетъ намъ еще разъ заключить, что кровеносные  
сосуды являются лишь щелями въ пограничныхъ образова-  
ніяхъ—перепонкахъ, пластинкахъ, тяжахъ, и во многихъ слу-  
чаяхъ только эти образованія опредѣляютъ ходъ кровенос-  
ныхъ сосудовъ.

Главными сосудами кольцевой мускулатуры оказываются  
идущіе въ кольцевомъ направленіи. Они однако не образуютъ  
полныхъ колецъ, а, начинаясь въ целомѣ у паранодій отъ  
коммиссуральныхъ сосудовъ, пробѣгаютъ дорзально, геср.  
вентрально въ слои кольцевыхъ мышцъ и уходятъ изъ него  
въ центральному целому у медіанной линіи тѣла. Одинъ та-  
кой сосудъ (Таб. 1, рис. 10) располагается дорзально по сре-  
динѣ сомита, у его чувствительнаго нерва и обыкновенно бы-  
ваетъ отъ латеральной линіи тѣла до медіодорзальной на-  
столько хорошо развитъ, что легко отличимъ и въ случаѣ  
полнаго спаденія его стѣнокъ. Онъ заложенъ въ свободномъ  
краю особой подвѣски, представляющей отношенія одинако-  
выя съ описанными для спинного участка коммиссуральнаго  
сосуда и происходящей на счетъ субэпителиальной перепонки  
покровнаго эпителия. Кромѣ описаннаго сосуда дорзально  
имѣется еще два идущіе въ кольцевомъ направленіи, которые  
находятся вблизи передней, геср. задней границы сомита и  
представляютъ болѣе примитивныя отношенія, такъ какъ за-  
ложены безъ всякой подвѣсочной перепонки въ субэпителиаль-  
ной пограничной пластинкѣ. Просвѣтъ этихъ сосудовъ—лишь  
щелеобразный каналъ въ ней, и въ случаѣ спаденія стѣнокъ  
невозможно констатировать даже слѣдовъ соотвѣтствующаго  
сосуда. Кольцевые сосуды соединяются другъ съ другомъ по-  
средствомъ неправильно располагающихся и пробѣгающихъ  
въ субэпителиальной перепонкѣ въ различныхъ направленіяхъ  
небольшихъ сосудовъ.



Кромѣ того въ слоѣ кольцевыхъ мышцъ находятся небольшіе сосуды, которые безъ всякой правильности проходятъ въ целомѣ подобно пограничнымъ тяжамъ, описаннымъ уже мною среди пограничныхъ образований кольцевой мускулатуры. Возможно, что сосуды эти представляютъ не что иное, какъ везначительныя и непостоянныя полости въ такихъ тяжахъ, и ходъ ихъ опредѣляется лишь расположеніемъ этихъ послѣднихъ; возможно и другое, а именно: всѣ тяжи представляютъ лишь спавшіеся кровеносные сосуды, однако штудированіе препаратовъ *N. geniculatus* заставляеть меня склоняться скорѣе къ первому допущенію.

Такія — же отношенія представляютъ кровеносные сосуды, проходящіе вентрально въ слоѣ кольцевыхъ мышцъ, но здѣсь вмѣсто одного медианнаго сосуда бываетъ два, которые располагаются съ той и другой стороны у сензитивнаго нерва каждый на особой подвѣсочной пластинкѣ.

У р. *Notocirrus* жабры, какъ извѣстно, отсутствуютъ, и въ соотвѣтствіи съ этимъ у *N. hillairi* (D. Ch.) Clr. кровеносные сосуды въ субэпителиальной пограничной пластинкѣ покрова развиты очень сильно, образуя здѣсь настоящую сѣть съ неправильными петлями. Такимъ образомъ весь покровъ играетъ роль жабры, хотя и очень несовершенной.

Иныя отношенія находимъ мы у *N. geniculatus* Clr. Здѣсь въ параподіи, который состоитъ изъ хорошо развитаго вентральнаго щетинковаго мѣшка и значительно редуцированнаго дорзальнаго съ соотвѣтствующими вентрально отъ нихъ расположенными сѣткѣ, спинная поверхность и частью задняя между обоими щетинковыми мѣшками, оказывается, снабжена богатой сѣтью кровеносныхъ сосудовъ (Таб. 4, рис. 47). Посредствомъ одного сосуда, проходящаго въ передней стѣнкѣ параподія, и другого въ задней сѣть эта соединяется съ комиссуральными сосудами. Она образована очень неправильными петлями малой величины.

Что касается строенія образующихъ её сосудовъ, то подобно описаннымъ въ субэпителиальной пограничной перепонкѣ покрова *N. hillairi* (D. Ch.) Clr. или въ субэпителиальной пластинкѣ кишечника *N. geniculatus* это лишь система щелей въ субэпителиальной перепонкѣ покровнаго эпителия параподія. Однако здѣсь стѣнка сосуда, обращенная въ сторону

целома, обыкновенно совершенно не производит замѣтнаго выпячиванья, тогда какъ въ сторону кутикулы образуются болѣе или менѣе значительныя выпячиванья, которыя раздвигаютъ клѣтки невысокаго покровнаго эпителія этого участка пароподія и могутъ достигать такимъ образомъ даже до самой кутикулы. Подобное поверхностное положеніе сосудовъ характерно для высоко организованной жабры, и часть пароподія *N. geniculatus* съ сѣтью кровеносныхъ сосудовъ должно, конечно, рассматривать какъ такую жабру, недифференцированную однако ввидѣ самостоятельнаго органа. Гомологизировать её съ жабрами прочихъ Eupicidae, располагающимися дорзально отъ спинного щетинковаго мѣшка, нельзя, такъ какъ по отношенію въ послѣднемъ она занимаетъ у *N. geniculatus* вентральное положеніе—это мѣстная дифференцировка сосудовъ, располагающихся въ субэпителиальной пограничной перепонкѣ покрова, подобная описанной для другихъ частей покрова *N. hillairii* (D. Ch.) Clp.

Въ заключеніе описанія кровеносной системы *N. geniculatus* мнѣ остается указать, что нигдѣ въ стѣнкѣ сосудовъ нѣтъ влѣтокъ, которыя можно было-бы счесть за спеціальныя элементы, производящіе пограничныя образованія стѣнокъ. Этотъ фактъ стоитъ въ полномъ согласіи съ отсутствіемъ такихъ элементовъ въ пограничныхъ образованіяхъ вообще.

Итакъ, въ мои задачи не входило детальное изслѣдованіе анатоміи кровеносной системы *N. geniculatus* Clp., однако въ общихъ чертахъ я её изобразилъ, но особенно подробно изложены данныя, полученныя относительно строенія стѣнокъ сосудовъ. Какъ общій выводъ изъ описанныхъ фактовъ слѣдуетъ, что кровеносная система представляетъ систему полостей въ пограничныхъ образованіяхъ тѣла. Полости эти всего скорѣе можно считать щелями въ указанныхъ образованіяхъ, такъ какъ наряду съ постоянными, рѣзко дифференцированными главными стволами присутствуютъ также очень непостоянные, слабо дифференцированныя сосуды, отношенія которыхъ зависятъ отъ развитія соотвѣтствующихъ пограничныхъ пластинокъ или тяжей. Съ целомическими образованіями кровеносныя сосуды не представляютъ ближайшей связи за исключеніемъ отдѣловъ, проходящихъ въ целомѣ. Здѣсь въ

ихъ стѣнокъ находятся волокна целотеліальнаго происхожденія и мышцы такого-же происхожденія.

Такимъ образомъ сложныя отношенія кровеносной системы, особенно ретроперитонеально, слѣдуетъ считать въ значительной мѣрѣ predetermined отношениями соотвѣтствующихъ пограничныхъ образований, изученіе которыхъ даетъ ключъ къ пониманію первыхъ.

## II. *Eunice siciliensis* Gr.

Типъ пограничныхъ образований *N. geniculatus*, характеризующійся ихъ неклѣточностью, дифференцировкой волоконъ и развитіемъ въ видѣ перепонокъ, пластинокъ или тяжей, присущъ также *E. siciliensis*, однако въ частности ихъ отношений пограничныя образования этой формы представляютъ много интересныхъ особенностей<sup>1)</sup>.

Покровный эпителий *E. siciliensis* (Таб. 5, рис. 49) чрезвычайно богатъ железистыми элементами и вслѣдствіе этого достигаетъ значительной толщины. Мѣстами скопленія железистыхъ клѣтокъ гроздеобразными массами большой мощности вдаются въ полость целома. Такъ, весь пароподій оказывается заполненнымъ железистыми скопленіями, которыя берутъ начало на латеральныхъ брюшныхъ щиткахъ и на вентральной стѣнкѣ пароподія до *cirrus ventralis*. Къ нимъ присоединяются меньшія, спускающіяся сверху скопленія железъ, а именно: нотоподіальные щетинковые мѣшки, которые у *E. siciliensis* совершенно не производятъ щетинокъ, а являются чисто железистыми образованиями, и разростанія боковыхъ, непосредственно примыкающихъ къ пароподію дорзально участковъ покровнаго эпителия. Между брюшной цѣпочкой и соотвѣтствующими продольными мышечными лентами находятся также железистыя выпячиванья, по одному съ каждой стороны у медіанной линіи. Типичная субэпителиальная погранич-

---

<sup>1)</sup> Здѣсь я долженъ сказать, что мой спеціально по способу серебрения Бельшовекаго обработанный матеріалъ состоялъ только изъ безжаберныхъ, т. е. переднихъ 100 сомитовъ тѣла, почему въ дальнѣйшемъ изложеніи только эти сомиты и принимаются вездѣ во вниманіе.

ная перепонка покрываетъ проксимально всѣ эти дифференцированные железистые участки покровнаго эпителія.

Брюшная цѣпочка (Таб. 5, рис. 50), какъ и у *N. geniculatus*, оказывается совершенно обособленной отъ покровнаго эпителія, при чемъ медианная перегородка, служащая для ея поддержки, бываетъ развита лишь мѣстами и на короткомъ протяженіи ввидѣ простой пограничной пластинки, которая соединяетъ субэпителиальную перепонку покрова съ пограничной пластинкой брюшной цѣпочки. Эпителиальные или глійные элементы въ ней совершенно отсутствуютъ.

Сходно съ описаннымъ С. Тимофеевымъ (1910) для *E. harassii* Aud и Mn. Edw. брюшная цѣпочка *E. sicilensis* (Таб. 5, рис. 50) содержитъ целомическіе каналы, въ которыхъ проходятъ кровеносные сосуды. Эти каналы здѣсь и тамъ проникаютъ въ брюшную цѣпочку сверху, т. е. съ дорзальной ея поверхности, идутъ вокругъ центральной волокнистой массы или между ея двумя главными стволами и оплетаютъ вентрально расположенное гигантское волокно, пробѣгая въ продольномъ или нѣсколько косомъ направленіи и анастомозируя другъ съ другомъ. Такимъ образомъ въ брюшной цѣпочкѣ получается широкопетлистая сѣтъ целомическихъ каналовъ, которые въ числѣ 2 или 3 проникаютъ также въ средній, сензитивный нервъ сомита, но здѣсь очень скоро заканчиваются слѣпо. Они снаружи ограничены субэпителиальной пограничной пластинкой, на которой внутри располагаются элементы целотелія.

Строеніе стѣнки кровеносныхъ сосудовъ, пробѣгающихъ въ описанныхъ каналахъ, типично для сосудовъ, располагающихся въ целомѣ—внутренній слой образованъ пограничной перепонкой, наружный целотеліемъ. Мѣстами сосуды бываютъ такъ сильно наполнены кровью, что полость целомического канала сводится на нѣтъ; кажется, будто мы имѣемъ передъ глазами своеобразно построенный сосудъ. Мѣстами, напротивъ, сосуды, лишенные жидкости крови, пропадаютъ въ узкихъ целомическихъ каналахъ. Я полагаю однако, что всегда целомическій каналъ содержитъ въ себѣ кровеносный сосудъ.

Подобныя отношенія имѣютъ мѣсто не только въ брюшной цѣпочкѣ, но также въ покровномъ эпителіи тѣла у *E. sicilensis* (Таб. 5, рис. 49), и этотъ фактъ, конечно, долженъ

стоять въ связи съ исчезновеніемъ жаберъ на 100 переднихъ сомитахъ у описываемой формы. У *E. harassii*, напримѣръ, гдѣ имѣются хорошо развитыя жабры, нѣтъ никакихъ целомическихъ каналовъ съ сосудами въ толщѣ покровнаго эпителія; однако слѣдуетъ указать, что вообще у *Polychaeta* подобныя отношенія не наблюдались, и какъ аналогичный фактъ можно привести проникновеніе въ покровный эпителий целомическихъ каналовъ у *Nirudinidae*, гдѣ однако кровеносные сосуды въ нихъ отсутствуютъ.

Система целомическихъ каналовъ брюшной цѣпочки *E. siciliensis* не имѣетъ никакихъ соединеній съ этими образованіями въ покровномъ эпителии. Послѣднія представляютъ выросты очень хорошо развитыхъ целомическихъ полостей кольцевой мускулатуры (Таб. 5, рис. 51), т. е. располагающихся между покровнымъ эпителиемъ и продольными мышцами. Описываемые каналы отсутствуютъ въ покровѣ переднихъ 10 сомитовъ и, только начиная съ 11. сомита, постепенно, но довольно быстро развиваются и достигаютъ полной дифференцировки. Всего раньше они появляются въ боковыхъ частяхъ тѣла, однако на протяженіи 2—3 сомитовъ распространяются уже до медіанной линіи.

Целомическіе каналы покровнаго эпителія отходятъ отъ целома кольцевыхъ мышцъ въ разныхъ мѣстахъ, не обнаруживая въ этомъ какой-либо замѣтной правильности, затѣмъ достигаютъ наружной поверхности эпителиальнаго слоя (Таб. 5, рис. 49) и образуютъ здѣсь широко-петлистую сѣть анастомозирующихъ другъ съ другомъ каналовъ (Таб. 4, рис. 48). Они отсутствуютъ въ эпителии параподій и ихъ обоеихъ щетинковыхъ мѣшковъ, но у латеральныхъ брюшныхъ щитковъ, т. е. при началѣ параподіальныхъ железистыхъ скопленій наблюдается сильное ихъ развитіе ввидѣ узкопетливой сѣти. Такимъ образомъ въ каждомъ сомитѣ существуетъ 2 системы целомическихъ каналовъ—брюшная и спинная—которыя не стоятъ въ непосредственномъ соединеніи другъ съ другомъ и съ каналами сосѣднихъ сомитовъ.

Въ целомическихъ каналахъ бѣлішею частью хорошо различимы кровеносные сосуды (Таб. 5, рис. 49). однако не всегда, и причиною этого, вѣроятно, должны быть различныя степени ихъ наполненія кровью. Какъ я уже указывалъ, въ

случаѣ запусѣнія сосуда стѣнки его совершенно спадаются, такъ что сосудъ лишь рѣдко удается констатировать, какъ таковой, обычно же онъ представляется просто ввидѣ довольно толстаго пограничнаго волокна или тяжа. Описываемые сосуды являются вѣтвями сосудовъ, проходящихъ подъ покровнымъ эпителиемъ. Строеніе стѣнокъ целомическихъ каналовъ покровнаго эпителія съ ихъ сосудами совершенно сходно съ описаннымъ для этихъ образованій брюшной цѣпочки.

Значительная разница отъ *N. geniculatus* оказывается въ пограничныхъ образованіяхъ кольцевыхъ мышцъ *E. siciliensis* (Таб. 5, рис. 51, 52), у которой каждый пучекъ этихъ мышцъ покрытъ особой оболочкой, представляющей изъ себя пограничную пластинку по структурѣ одинаковую съ субэпителиальной перепонкой. Въ средней части тѣла число пучковъ кольцевыхъ мышцъ важдаго сомита очень незначительно. Сами пучки слабо развиты, проходятъ на значительномъ разстояніи одинъ отъ другого и занимаютъ очень немного мѣста, большею частью непосредственно прилегая къ покровному эпителию. Целомическіе выросты слоя кольцевыхъ мышцъ занимаютъ все обширное пространство между субэпителиальной и субмускулярной пограничными перепонками, почти нестѣсняемые такимъ образомъ кольцевыми мышцами. Распредѣленіе пучковъ послѣднихъ однако нѣсколько неравномѣрно, а именно: они свучиваются въ самой передней части сомита, гдѣ и целомъ представляется нѣсколько расширеннымъ благодаря тому, что въ покровномъ эпителии на этомъ мѣстѣ не развивается железистыхъ элементовъ. Утолщенный въ значительной степени вслѣдствіе развитія железъ эпителий образуетъ заднюю стѣнку этого расширеннаго целомического отдѣла.

Вентрально въ сомитѣ описанныя отношенія нѣсколько измѣняются, такъ какъ пучки кольцевыхъ мышцъ вмѣстѣ съ прилежающимъ целомомъ глубоко вдаются въ богатый железами, толстый слой покровнаго эпителія. Благодаря этому получаютъ правильныя кольцевыя разростанія указаннаго эпителія, которыя достигаютъ почти до продольныхъ мышцъ, очень сильно суживая соотвѣтствующие участки целома.

Въ сомитахъ передней части тѣла кольцевая мускулатура (Таб. 5, рис. 51, 52) развита гораздо сильнѣе и ввидѣ правильнаго ряда пучковъ, отдѣленныхъ другъ отъ друга пе-



регородками изъ пограничныхъ пластинокъ, простирается почти непрерывно отъ передней границы сомита до задней. Дистально оболочку этихъ пучковъ образуетъ субэпителиальная пластинка, что имѣетъ обыкновенно мѣсто и въ средней части тѣла, гдѣ они прилегаютъ болѣею частью непосредственно въ покровному эпителию, такъ что пограничная пластинка оболочки мышечнаго пучка и субэпителиальная перепонка не обособлены другъ отъ друга. Проксимально каждый мышечный пучекъ имѣетъ свою собственную пограничную оболочку. Целомическая полость кольцевой мускулатуры переднихъ сомитовъ оказывается болѣе узкой и ограничена проксимально субмускулярной перепонкой, дистально—же пограничной пластинкой оболочки кольцевыхъ мышечныхъ пучковъ.

Кромѣ описанныхъ, въ слоѣ кольцевыхъ мышцъ проходятъ пучки діагональной мускулатуры (Таб. 5, рис. 51), которые, какъ у *N. geniculatus*, располагаются въ целомѣ у продольныхъ мышечныхъ лентъ и совершенно не имѣютъ оболочекъ изъ пограничныхъ образований. Также свободно идутъ на нѣкоторое разстояніе и располагающіеся латерально въ тѣлѣ концы мышечныхъ пучковъ, которые съ другой стороны приврѣпляются въ щетинковымъ мѣшкамъ въ параподіи. Ближайшія отношенія къ пограничнымъ образованиямъ представляютъ только ихъ точки приврѣпленія, однако здѣсь разницы отъ *N. geniculatus* не замѣчается.

Субмускулярная пластинка на вентральныхъ продольныхъ мышечныхъ лентахъ *E. siciliensis* (Таб. 5, рис. 53) развита равномерно по всей ихъ поверхности—она не представляетъ утолщенныхъ участковъ съ обѣихъ сторонъ отъ брюшной цѣпочки и не прерывается на нѣкоторомъ разстояніи отъ медіовентрального края на проксимальной поверхности, какъ это было описано выше для *N. geniculatus*.

Особенно рѣзко по сравненію съ этой послѣдней формой выдается въ глаза развитіе субмускулярной пластинки на проксимальной поверхности дорзальныхъ мышечныхъ лентъ *E. siciliensis* (Таб. 5, рис. 54), такъ что послѣднія, какъ и вентральныя продольныя мышцы со всѣхъ сторонъ покрыты оболочкой изъ субмускулярной перепонки. Онѣ въ безжаберныхъ сомитахъ *E. siciliensis* развиты очень сильно и медіо-дорзально во всю свою толщю непосредственно прилегаютъ

другъ къ другу, будучи отдѣляемы главнымъ образомъ пограничными образованіями, а именно: субмускулярная перепонка, покрывающая продольныя мышцы проксимально, у медиальнаго края соотвѣтствующей мышечной ленты поворачиваетъ къ дистальной ихъ поверхности, при чемъ получается медіодорзально между обѣими дорзальными лентами довольно глубокая борозда; дажѣ пограничныя перепонки той и другой стороны мѣстами непосредственно соприкасаются другъ съ другомъ, быть можетъ, даже сливаются, мѣстами отдѣлены одна отъ другой пучками дорзовентральныхъ мышцъ. Концы этихъ послѣднихъ проникаютъ между дорзальными лентами продольной мускулатуры, распредѣляясь довольно равномерно по всему протяженію сомита, и оказываются покрытыми здѣсь, какъ оболочками, пограничными субмускулярными перепонками правой и лѣвой продольныхъ мышечныхъ лентъ. Такимъ образомъ дорзовентральныя мышцы доходятъ до слоя кольцевой мускулатуры, и здѣсь пограничныя пластинки этой послѣдней соединяются тяжами или пластинками съ субмускулярной перепонкой, образующей оболочки первыхъ.

Строеніе субмускулярной перепонки *E. siciliensis* сходно съ описаннымъ для *N. geniculatus*.

На мѣстахъ диссепиментовъ субмускулярная пограничная пластинка переходитъ въ субэпителиальную, что однако выражено обыкновенно (Таб. 5, рис. 51) нерѣзко, такъ какъ пучки кольцевыхъ мышцъ у *E. siciliensis* проходятъ и тутъ. Хорошо замѣтно сліяніе обѣихъ пограничныхъ пластинокъ надъ моторными кольцевыми нервами, изъ которыхъ задній нервъ сомита пробѣгаетъ въ покровномъ эпителии передъ диссепиментомъ, передній-же располагается какъ разъ въ кольцевой бороздѣ между двумя сосѣдними сомитами. На разстояніи между этими двумя нервами находится по нѣсколько пучковъ кольцевыхъ мышцъ, особенно дорзально, изъ которыхъ каждый имѣетъ оболочку, образованную съ одной стороны субэпителиальной пограничной перепонкой, съ другой субмускулярной пластинкой. Благодаря этому граница между двумя сомитами не видается такъ въ глаза, какъ у *N. geniculatus*.

Пограничныя образованія диссепиментовъ хорошо развиты въ продольной мускулатурѣ *E. siciliensis* (Таб. 5, рис. 51). На разстояніи между обоими нервами, которые пробѣгаютъ у диссепимента, т. е. разстояніи нѣсколько большемъ, чѣмъ про-

тяженіе находящихся на границѣ двухъ сомитовъ опорныхъ эпителиальныхъ элементовъ располагаются базальныя части пограничныхъ образований, о которыхъ идетъ рѣчь. Они представляютъ довольно широкія дистально пластинки, въ которыхъ хорошо дифференцированы толстыя волокна, пробѣгающія по длинѣ пластинки параллельно другъ другу. Особенно значительной ширины достигаютъ описываемыя диссепиментальныя образования въ 10 переднихъ сомитахъ тѣла (Таб. 5, рис. 52), гдѣ моторныя кольцевые нервы оказываются смѣщенными впередъ и соотвѣтственно располагаются на протяженіи задней четверти или даже трети сомита. Такую же ширину имѣетъ здѣсь основаніе пограничныхъ диссепиментальныхъ пластинокъ. Последнія затѣмъ быстро суживаются по направленію къ проксимальной поверхности продольныхъ мышцъ, такъ что имѣютъ форму почти равноугольных треугольниковъ.

Пограничныя образования диссепиментовъ разбиваютъ вентральныя мышечныя ленты на рядъ продольныхъ участковъ, какъ это было описано для *N. geniculatus*. Нѣсколько иныя отношенія находимъ мы въ дорзальныхъ мышечныхъ лентахъ. Онѣ, какъ я выше указывалъ, достигаютъ значительной толщины, и пограничныя диссепиментальныя образования близъ ихъ середины уже являются ввидѣ сравнительно тонкихъ волоконъ. Далѣе проксимально послѣднія утрачиваютъ всякую правильность, образуя сѣтъ съ разной величины петлями, и вскорѣ пограничныя образования диссепиментовъ совершенно почти теряются въ продольной мускулатурѣ. Лишь въ непосредственной близости целома снова между пучками продольныхъ мышцъ появляются пограничныя волокна, правильно расположенныя и переходящія въ пограничныя перепонки диссепиментовъ целома.

Въ связи съ диссепиментами у *E. siciliensis* стоятъ хорошо развитые пучки мышцъ, которые съ одной стороны приврѣпляются съ боковъ брюшной цѣпочки, проникая между этой послѣдней и соотвѣтствующими вентральными продольными мышечными лентами до субэпителиальной пограничной пластинки покрова, причемъ довольно равномерно распределены по всей длинѣ сомита. Съ другой стороны они вступаютъ въ спинныя продольныя мышечныя ленты. Эти дорзовен-

тральные мышцы представляют рядъ пучковъ непосредственно передъ каждымъ диссепиментомъ и не имѣютъ никакихъ оболочекъ изъ пограничныхъ образований на своемъ пути въ целомѣ (Таб. 5, рис. 55), проникая же въ продольныя мышцы онѣ болѣе рѣзко дифференцируются въ пучки, и каждый пучекъ одѣвается чехломъ изъ пограничной пластинки, который представляетъ изъ себя, повидимому, лишь соотвѣтственное впячиваніе субмускулярной перепонки, покрывающей мышечную дорзальную ленту проксимально. Число дорзовентральныхъ пучковъ, входящихъ въ продольную мускулатуру, невелико и располагаются они на нѣкоторомъ разстояніи другъ отъ друга, причемъ ближе къ латеральному краю дорзальныхъ продольныхъ лентъ отсутствуютъ совершенно. Въ продольной мускулатурѣ ихъ пограничныя образованія, повидимому, постепенно редуцируются, и ихъ мышечныя волокна идутъ далѣе совершенно свободно между волоконъ продольныхъ мышцъ. Только немногія изъ нихъ достигаютъ до слоя кольцевыхъ мышцъ, при чемъ на нихъ снова видна пограничная оболочка. Относительно сходныхъ мышечныхъ пучковъ, проходящихъ медіодорзально, мною уже было упомянуто выше.

Топографическія отношенія и строеніе пограничныхъ образований диссепиментовъ и мезентеріевъ *E. siciliensis* не представляютъ чего-либо особеннаго по сравненію съ *N. geniculatus*. То-же слѣдуетъ сказать относительно средней кишки, укажу лишь, что ея субэпителиальную перепонку мнѣ всегда приходилось наблюдать совершенно ровною, безъ образованія гребневидныхъ выростовъ или тяжей.

Что касается кровеносной системы *E. siciliensis*, то я не буду вдаваться во всѣ ея детали. Очень хорошо развитая сѣть кровеносныхъ сосудовъ находится въ субэпителиальной перепонкѣ средней кишки. Сосуды эти какъ и у *N. geniculatus* представляютъ не что иное, какъ систему щелеобразныхъ полостей въ указанной пограничной перепонкѣ.

Спинной сосудъ (Таб. 5, рис. 56) располагается несимметрично, а именно съ одной стороны отъ дорзальнаго мезентерія, на которомъ подвѣшенъ посредствомъ неширокой пластинки. Въ стѣнкѣ этого сосуда находится только одинъ слой, образованный пограничной перепонкой. Слой этотъ представляетъ, какъ всегда, внутреннюю выстилку описываемаго со-

суда и продолжается непосредственно въ пограничную перепонку подвѣсочной пластинки, переходящую далѣе въ пограничную перепонку спинного мезентерія. Снаружи къ этому слою примыкають два слоя мышцъ, оба, повидимому, целотеліальнаго происхожденія—болѣе слабо развитый продольныхъ волоконъ и значительный, располагающійся далѣе внаружи слой кольцевыхъ мышцъ. Расположеніе мышечныхъ волоконъ равномерно по всей поверхности сосуда, при чемъ кольцевыя изъ нихъ охватываютъ послѣдній ввидѣ полныхъ колецъ, а не такъ, какъ было описано для *N. geniculatus*, гдѣ имѣется всегда два симметричныхъ мышечныхъ полукольца.

Въ подвѣсочной пластинкѣ спинного сосуда проходитъ хорошо развитый нервъ этого послѣдняго, причемъ онъ всегда находится въ особомъ каналѣ, располагающемся въ срединѣ пограничной подвѣски и являющемся какъ-бы щелью въ этой перепонкѣ. Слѣдуетъ отмѣтить, что нервъ спинного сосуда стоитъ въ непосредственной связи съ мѣдодорзальнымъ нервомъ средней кишки, который пробѣгаетъ базально въ эпителии этой послѣдней. Соединенія происходятъ благодаря существованію отдѣльныхъ нервныхъ пучковъ, проходящихъ въ пограничной перепонкѣ спинного мезентерія. Какой либо связи съ нервами кожно-мышечнаго мѣшка мнѣ констатировать не приходилось. Эти факты позволяютъ заключать, что иннервація спинного сосуда относится къ области нервного плексуса кишечника, а отсюда можно извлечь недвусмысленное указаніе относительно происхожденія этого сосуда, а именно: онъ является дифференцированнымъ участкомъ кровеноснаго сплегенія или кровеноснаго синуса средней кишки.

Снаружи спинной сосудъ покрытъ слоемъ целотеліальныхъ элементовъ, въ которыхъ иногда непосредственно примыкають скопленія целотеліальныхъ клѣтокъ, располагающихся въ целомѣ около дорзальнаго мезентерія. Подобныя скопленія или отдѣльныя клѣтки находилъ я и въ другихъ частяхъ целома, а также на стѣнкахъ располагающихся въ немъ органовъ. Въ клѣткахъ указанныхъ скопленій находятся очень тонкія и недлинные волокна, которыя приходится гомологизировать съ уже описанными целотеліальными волокнами *N. geniculatus*. Разница между ними у этихъ формъ главнымъ образомъ въ величинѣ—у *E. siciliensis* они тоньше и

короче; въ связи съ этимъ, вѣроятно, стоитъ ихъ изогнутая или извитая форма.

Оба мышечныхъ слоя спинного кровеноснаго сосуда продолжаются и на ближайшіе отдѣлы комиссуральныхъ сосудовъ, правда, лишь на очень короткое разстояніе и съ слабымъ развитіемъ мышечныхъ волоконъ. Комиссуральные сосуды открываются въ спинной сосудъ строго метамерно, а именно въ диссепиментахъ, представляя щелеобразные каналы въ пограничной пластинкѣ этихъ послѣднихъ, какъ выше было указано для *N. geniculatus*. Вскорѣ однако они выходятъ изъ диссепиментовъ, соединяясь съ послѣдними посредствомъ подвѣсочной пластинки, что также было описано для *N. geniculatus*. но далѣе подвѣсочная ихъ пластинка переходитъ въ продольную мускулатуру, что вполне возможно у *E. siciliensis*, такъ какъ эти мышцы и съ проксимальной стороны покрыты субмускулярной пограничной перепонкой. Въ нее переходитъ пограничная перепонка подвѣсочной пластинки сосуда, просвѣтъ котораго является лишь щелеобразнымъ каналомъ въ свободномъ краѣ этой перепонки. Наружный целотеліальный слой комиссуральныхъ сосудовъ *E. siciliensis*, какъ и вообще всѣ ея сосуды, не содержитъ целотеліальныхъ волоконъ, сильное развитіе которыхъ мною было описано для сосудовъ *N. geniculatus*. Этотъ фактъ, я полагаю, можно объяснить уже указаннымъ выше слабымъ развитіемъ целотеліальныхъ волоконъ въ целотеліальныхъ клѣткахъ *E. siciliensis*.

Брюшной кровеносный сосудъ не представляетъ у *E. siciliensis* никакихъ особенностей, также и въ стѣнкѣ расширеннаго участка сосуда, который соединяетъ кровеносный плексусъ кишки съ брюшнымъ сосудомъ (Таб. 5, рис. 57), находимъ, какъ у *N. geniculatus* два слоя мышцъ—внутренній, слабѣе развитый съ продольными волокнами и наружный, довольно значительный съ кольцевыми. Внутренняя выстилка этихъ ампуллъ образована пограничной перепонкой съ очень хорошо выраженнымъ кольцевымъ ходомъ ея волоконъ. Целотеліальные волокна здѣсь отсутствуютъ.

Слѣдуетъ обратить вниманіе на строеніе стѣнки описываемаго сосуда въ его части, идущей непосредственно за мускулистымъ отдѣломъ, т. е. ближе къ брюшному сосуду, а именно: здѣсь внутрь отъ пограничной перепонки распола-



гается еще слой, образованный амебообразными клѣтками (Таб. 5, рис. 58, 59). Эти элементы, совершенно заполненные маленькими зернами пигмента, соединяются другъ съ другомъ посредствомъ своихъ длинныхъ псевдоподіеобразныхъ отростковъ, такъ что получается родъ псевдоэпителія. Они не прилегаютъ непосредственно къ пограничной перепонкѣ сосуда своимъ тѣломъ, а на своихъ псевдоподіальныхъ выростахъ, какъ на ножкахъ стоятъ на этой перепонкѣ, выдаваясь свободно въ полость сосуда (ср. Таб. 8, рис. 102). Незамѣтно эти элементы переходятъ въ располагающіяся съ краю клѣтки клапана, закрывающаго входъ въ мускулистую часть описываемаго сосуда. Однако чѣмъ далѣе отъ края располагаются клѣтки клапана, тѣмъ менѣе амебоидный характеръ онѣ имѣютъ и тѣмъ менѣе содержатъ зеренъ пигмента. Очень быстро характеръ клѣтокъ настолько измѣняется, что ни одного зерна пигмента не находится въ ихъ протоплазмѣ. По направленію къ вентральному сосуду эпителиальное расположеніе амебоидныхъ элементовъ быстро теряется вмѣстѣ съ ихъ удаленіемъ другъ отъ друга.

Такимъ образомъ въ описываемыхъ клапанахъ должно видѣть не только органы, регулирующіе токъ крови, но также принимающіе участіе въ фагоцитарно-экскреторной дѣятельности организма. Клапаны не являются морфологически неизмѣнными органами, напротивъ ихъ клѣтки постепенно превращаются въ амебоидные, содержащіе пигментъ элементы, и, мнѣ кажется, совершенно правильно будетъ сказать, что амебоциты кровеносной системы *E. siciliensis* ввидѣ сидячихъ элементовъ образуютъ клапаны, ввидѣ же свободныхъ клѣтокъ могутъ образовывать родъ псевдоэпителія, однако оба типа амебоцитовъ рядомъ переходовъ связаны другъ съ другомъ.

Заканчивая описаніе кровеносной системы *E. siciliensis*, я укажу еще на два факта.

Сплетенія кровеносныхъ сосудовъ наподобіе указаннаго въ покровномъ эпителии пароподій *N. geniculatus* не имѣется совершенно у *E. siciliensis*. Нѣкоторую аналогію могутъ представлять лишь сосуды, проходящіе въ целомическихъ каналахъ покровнаго эпителія и описанные мною ранѣе.

Оригинальную особенность представляетъ строеніе небольшихъ сосудовъ, отходящихъ отъ брюшной части комис-

сурального сосуда на пространствѣ между врасмѣ брюшной продольной мышечной ленты и полостью пароподія. Стѣнка ихъ мѣстами на короткомъ разстояніи имѣетъ массу очень маленькихъ пузыреобразныхъ выпячиваній, сидящихъ тѣсно другъ возлѣ друга по всей периферіи сосуда. Эти выпячиванія представляютъ полые выросты внутренней пограничной перепонки сосуда, снаружи, конечно, покрытые целотеліальнымъ слоемъ. Относительно значенія этой особенности въ строеніи стѣнки сосуда я не могу сказать что-либо определенное.

Такимъ образомъ строеніе стѣнокъ кровеносныхъ сосудовъ *E. siciliensis* можетъ лишь подтвердить всѣ выводы, сдѣланные нами относительно ихъ для *N. geniculatus*.

### III *Eunice norvegica* Sav.

Благодаря обилію матеріала по *E. norvegica*, имѣвшемуся въ моихъ рукахъ, пограничныя образованія этой формы были изучены мною съ наибольшею полнотою, что позволяетъ изложить нѣкоторыя детали ихъ отношеній и строенія съ особою подробностью.

Въ покровный эпителий *E. norvegica* изъ пограничныхъ образованій проникаютъ только отдѣльныя волокна, которыя отходятъ отъ типично развитой субэпителиальной пограничной перепонки. Эти пограничныя волокна располагаются между базальными частями опорныхъ клѣтокъ особенно тамъ, гдѣ мышечные пучки или пограничныя образованія прикрѣпляются къ слою покровнаго эпителия. Такъ наиболѣе богаты ими: въ каждомъ сомитѣ мѣсто, гдѣ отъ пароподіального эпителия отходитъ вентральный щетинковый мѣшокъ (Таб. 5, рис. 60), въ первомъ сомитѣ тѣла спинная его поверхность у самой границы съ головной лопастью близъ затылочныхъ органовъ и латероventральная поверхность при переходѣ покровнаго эпителия въ эпителий глоточнаго мѣшка. Описываемыя пограничныя волокна лишь рѣдко достигаютъ до середины высоты эпителия, обыкновенно они бываютъ короче. Такія-же образованія находятся въ базальной части головныхъ щупалецъ, у проксимальнаго конца брюшного щетинковаго мѣшка (Таб. 5, рис. 61) и съ боковъ въ брюшной цѣпочкѣ, гдѣ равнымъ

образомъ происходитъ прикрѣпленіе болѣе или менѣе значительныхъ мышечныхъ пучковъ.

Соотвѣтственно этимъ пограничнымъ волокнамъ покровнаго эпителія особенно богато развитыми оказываются такіе же волокна, которыя отходятъ отъ указанныхъ мѣстъ субэпителиальной пограничной перепонки проксимально, между отдельными мышечными волокнами подходящихъ сюда мышечныхъ пучковъ (Таб. 5, рис. 60 и 61). Такимъ образомъ получается аппаратъ для прикрѣпленія этихъ послѣднихъ.

Кромѣ описанныхъ особенно длинныя и довольно толстыя пограничныя волокна проникають глубоко въ толщу покровнаго эпителія въ головной лопасти, непосредственно у передняго отдѣла надглоточной гангліозной массы и въ каждомъ сомитѣ на границѣ между *cirrus ventralis* и железистыми массами параподія. Здѣсь мы имѣемъ дѣло, очевидно, съ опорнымъ аппаратомъ, дополняющимъ опорные элементы покровнаго эпителія, такъ какъ послѣдній достигаетъ здѣсь необычайной толщины, и опорныя кѣтки его чрезвычайно вытянуты въ длину.

На мѣстѣ перехода эпителія глоточнаго мѣшка въ покровный эпителій перваго сомита тѣла кромѣ описанныхъ пограничныхъ волоконъ между кѣтками эпителія располагаются еще небольшіе тяжи, идущіе или нѣсколько наклонно или даже параллельно поверхности эпителія приблизительно на половину его высоты. Тяжи эти соединяются съ субэпителиальной перепонкой и, повидимому, стоятъ въ связи съ небольшими, подходящими со стороны целома сосудами. Судя по поперечнымъ разрѣзамъ описываемыхъ тяжей, можно заключить, что въ нихъ мы имѣемъ дѣло съ сосудами очень малаго калибра, содержимое которыхъ трудно констатировать.

Целомическіе каналы, содержащіе внутри кровеносные сосуды, какіе мною были описаны для *E. siciliensis*, отсутствуютъ въ покровномъ эпителіи *E. norvegica*, что слѣдуетъ, конечно, поставить въ связь съ его болѣею тонкостью и менѣе значительнымъ развитіемъ железистыхъ элементовъ. Напротивъ, въ брюшной цѣпочкѣ эти каналы съ заключающимися въ нихъ кровеносными сосудами развиты въ той-же мѣрѣ какъ у *E. siciliensis*, и подобное состояніе, повидимому, характерно для рода *Eupice*. Съ целомомъ они соединяются или на боковой поверхности брюшной цѣпочки, непосредствен-

но возлѣ средняго, сензитивнаго нерва сомита, или на дорзальной поверхности вблизи медіанной линіи. Описываемые каналы появляются начиная со второго сомита, гдѣ именно оба глоточные коннектива сходятся, образуя брюшную цѣпочку. Въ препигидіальныхъ сомитахъ они развиты въ этой послѣдней слабѣе, чѣмъ далѣе впередъ, а пигидіально уже совершенно отсутствуютъ. Отсутствуютъ они также въ глоточныхъ коннективахъ, но въ ихъ самой верхней части снова появляются и повсюду встрѣчаются въ надглоточной гангліозной массѣ (Таб. 5, рис. 62), замѣняясь у ея передней границы выше указанными пограничными волокнами. Каналы здѣсь берутъ начало отъ целома головной лопасти и, какъ въ другихъ случаяхъ, содержатъ внутри кровеносные сосуды. Такія-же отношенія С. Тимофеевъ (1910) наблюдалъ у *E. harassii* Aud. Edws.

Субэпителиальная пограничная перепонка покрова, какъ упомянуто, развита у *E. norvegica* типично, слѣдуетъ указать лишь, что на передней поверхности перваго сомита тѣла латероventрально она представлена ввидѣ довольно толстой однородной пластинки. Въ этомъ мѣстѣ на ней прикрѣпляются мощные пучки мышцъ глоточнаго мѣшка. Кромѣ того нѣсколько утолщена она на границѣ головной лопасти и перваго сомита тѣла дорзально, а также подъ надглоточной гангліозной массой, неотдѣленной здѣсь отъ покровнаго эпителия, и подъ полостями, которыя располагаются въ основаніи головныхъ щупалецъ и содержатъ нервы и мышцы послѣднихъ. Въ этихъ случаяхъ строеніе ея не представляетъ какихъ-либо особенностей.

С. Тимофеевъ (1910, стр. 43) для *E. harassii* указываетъ на присутствіе подъ надглоточной гангліозной массой болѣе толстой, иногда имѣющей ясную волокнистую структуру, окончатой опорной пластинки. Послѣдняя „иногда заключаетъ въ себѣ полости, гдѣ лежатъ особыя клѣтки, которыя, повидимому, и являются главными созидателями этой перепонки“. У *Marphysa sanguinea* Mont. этотъ авторъ находитъ слѣдующія отношенія (стр. 44): „Между эпителиемъ спинной стороны и периферическимъ слоемъ мозга проложено нѣсколько (4-5) особыхъ пластинокъ, соединенныхъ другъ съ другомъ перемычками. Между отдѣльными пластинками, проходящими параллельно поверхности мозга, проникаютъ сосуды, мышечныя волокна,

мелкіе нервы и проч. Ближайшая къ эпителию такая пластинка ничто иное, какъ его опорная пластинка, а остальные ея гомологи.“ Подобныя отношенія С. Тимофеевъ объясняетъ повторнымъ выдѣленіемъ пограничныхъ перепонокъ— „такія вторичныя перепонки возникали какъ продуктъ дѣятельности особыхъ клѣтокъ, очевидно, происходящихъ“ изъ покровнаго „эпигелія, только вышедшихъ изъ его состава и опустившихся въ глубь“. Мнѣ кажется, что здѣсь мы просто имѣемъ дѣло съ пограничными образованіями вродѣ оболочекъ нервовъ, кровеносныхъ сосудовъ и т. д., проникающими въ промежутокъ между субэпителиальной перепонкой покровнаго эпителия и такой-же надглоточной ганглиозной массы; относительно происхожденія этихъ образованій едва ли объясненіе, данное С. Тимофеевымъ, можно считать удовлетворительнымъ. Съ вентральной стороны оболочка надглоточной ганглиозной массы *M. sanguinea* представляетъ „почти ту-же картину, что и у *Eunice*“, она лишь бываетъ „массивнѣе и вслѣдствіе образованія внутреннихъ полостей и отверстій имѣетъ грубо-пѣнистую структуру“. Эти отношенія сводятся, мнѣ кажется, на образованіе выпячиваній пограничной перепонки, толстой и сильно развитой.

Субэпителиальная пограничная перепонка покрова *E. norvegica* является обыкновенно довольно неровной, такъ какъ базальная поверхность эпителия образуетъ выпячиванья (Таб. 6, рис. 63, 64). На мѣстахъ выпячиваній эпителий образованъ главнымъ образомъ железистыми элементами; между выпячиваній располагаются пучки опорныхъ клѣтокъ, которые какъ-бы тянутъ пограничную перепонку и на послѣдней получаютъ соотвѣтственные вдавленія въ базальную поверхность покровнаго эпителия.

Весьма возможно, что такія вдавленія субэпителиальной перепонки при значительномъ увеличеніи числа железистыхъ клѣтокъ между ними могли послужить начальной стадіей въ развитіи целомическихъ каналовъ *E. siciliensis*. Подобныя вдавленія были описаны мною выше для *N. geniculatus*. Однако въ образованіи ихъ безусловно должна играть роль также степень сокращенія кожно-мышечнаго мѣшка. При отсутствіи сокращенія послѣдняго субэпителиальная перепонка можетъ быть совершенно ровной, что мнѣ и приходилось наблюдать мѣстами у *E. norvegica* (Табл. 6, рис. 66, 67).

Постоянными выростами покровнаго эпителія у этой формы являются гроздеобразныя скопленія железистыхъ элементовъ, располагающіяся на участкѣ эпителія вентрально и медианно отъ *cirrus ventralis* пароподія и заполняющія целомъ послѣдняго. Такимъ образомъ по сравненію съ *E. siciliensis* железистыя образованія покрова здѣсь развиты очень слабо. Ихъ пограничная перепонка не представляетъ особенностей.

Непосредственно на субэпителіальной пластинкѣ проксимально располагаются кольцевыя мышцы (Таб. 6, рис. 63, 64, 66), образующія у *E. norvegica* хорошо развитый и непрерывный по всей длинѣ сомита слой, только въ пароподіяхъ кольцевыя мышечныя пучки, какъ и у другихъ Eunicidae, покрываютъ лишь переднюю и заднюю стѣнку, тогда какъ средняя часть совершенно ихъ лишена. Мышечныя пучки въ пароподіяхъ (Таб. 6, рис. 65) хорошо дифференцированы одинъ отъ другого, представляя въ поперечномъ разрѣзѣ овальную или закругленную форму. Каждый пучекъ имѣетъ непрерывную оболочку изъ пограничныхъ образованій, причемъ ея дистальная часть образована обыкновенно субэпителіальной перепонкой. Со стороны целома пограничная пластинка оболочки довольно рѣзко дифференцирована для каждаго мышечнаго пучка, являясь иногда въ поперечномъ разрѣзѣ ввидѣ дуги. Съ боковъ описываемыя пучки непосредственно прилегаютъ другъ къ другу, и соотвѣтственно съ этимъ оболочка ихъ образована одной пограничной пластинкой общей для двухъ сосѣднихъ мышечныхъ пучковъ. Она бываетъ всегда простой, а не двойной, и нерѣдко въ ней находятся овальныя окошечки. Строеніе всѣхъ этихъ пограничныхъ образованій не отличается отъ субэпителіальной перепонки.

Подъ продольной мускулатурой слой кольцевыхъ мышцъ (Таб. 6, рис. 63, 64) довольно толстъ и тянется непрерывно отъ передней границы сомита до задней. Только у межсомитныхъ промежутковъ проходятъ маленькіе, отдѣльные мышечныя пучки, обыкновенно, одинъ, два, три (въ переднихъ сомитахъ, бѣльшею частью, два или три). Оболочка этихъ изолированныхъ пучковъ образована дистально субэпителіальной перепонкой, проксимально субмускулярной. Что касается остальныхъ пучковъ описываемыхъ мышцъ, то дистально они всѣ покрыты субэпителіальной перепонкой покрова, проксимально же частью субмускулярной, частью своей особой пере-



понкой, какая была описана выше для кольцевой мускулатуры въ параподіи. Последнее имѣетъ мѣсто тамъ, гдѣ кольцевые пучки граничатъ съ целомическими выростами, проникающими въ слой указанныхъ мышць.

Эти целомическія полости (Таб. 6, рис. 63, 64, 67), отграниченныя проксимально субмускулярной пограничной перепонкой, а дистально особой перепонкой кольцевыхъ мышць, выстланы, конечно, изнутри целотеліемъ. Онѣ берутъ начало отъ центрального целома у параподія въ числѣ двухъ или трехъ вентрально и столько-же дорзально (Таб. 6, рис. 63) въ каждомъ сомитѣ, при чемъ являются въ началѣ ввидѣ узкихъ целомическихъ каналовъ, заключающихъ въ себѣ по кровеносному сосуду. Вентрально проходятъ эти каналы, съ той и другой стороны отъ средняго, сензитивнаго нерва сомита по одному, на подобіе незначительныхъ полостей, которыя съ боковъ брюшной цѣпочки соединяются съ центральнымъ целомомъ, а подъ брюшной цѣпочкой медіовентрально соединяются съ соотвѣтственными образованиями противоположной стороны. Оба дорзальные целомическіе каналы тотчасъ по проникновеніи въ слой кольцевыхъ мышць расширяются и соединяются другъ съ другомъ (Таб. 6, рис. 64), такъ что получается одна узкая целомическая полость, которая однако-же занимаетъ около двухъ переднихъ третей по длинѣ сомита. Медіодорзально такая полость вновь суживается и какъ узкій каналъ, спускаясь въ промежуткѣ между спинными продольными мышечными лентами, соединяется съ центральнымъ целомомъ, содержа обычно внутри кровеносный сосудъ. Такъ обстоитъ дѣло въ сомитахъ передней части тѣла, далѣе назадъ спинныя целомическія полости кольцевой мускулатуры подраздѣляются кольцевыми пограничными перепонками на нѣсколько участковъ, при чемъ какъ положеніе, такъ и степень развитія этихъ вторичныхъ пограничныхъ пластинокъ—перегородокъ бываютъ очень непостоянны, а именно: онѣ проходятъ на бѣльшемъ или мѣньшемъ протяженіи, могутъ соединяться другъ съ другомъ, ограничиваютъ то очень небольшія, то довольно значительныя целомическія пространства. Ближе къ заднему концу дорзальныя полости целома кольцевой мускулатуры представляютъ лишь незначительныя расширения и являются сходными съ вентральными целомическими каналами этой мускулатуры.

Соотвѣтственно съ развитіемъ описанныхъ целомическихъ полостей пучки кольцевыхъ мышцъ въ переднихъ сомитахъ тѣла дорзально имѣютъ въ большинствѣ свою особую проксимальную пограничную перепонку, являющуюся въ то же время дистальной стѣнкой этихъ выростовъ целома. Только нѣсколько заднихъ пучковъ и очень немного переднихъ отдѣлы проксимально субмускулярной перепонкой (см. Таб. 6, рис. 64). Въ сомитахъ средней части тѣла число мышечныхъ пучковъ, имѣющихъ проксимально свою собственную пограничную перепонку, уменьшается по направленію къ заднему концу тѣла и, наконецъ, въ заднихъ сомитахъ мы видимъ дорзально, какъ это обыкновенно имѣетъ мѣсто и вентрально, лишь одинъ, два, три такихъ пучка. Въ препигидіальныхъ сомитахъ (Таб. 6, рис. 66) целомическіе каналы въ слѣдъ кольцевыхъ мышцъ, повидимому, совершенно отсутствуютъ. Въ пограничныхъ образованіяхъ стѣнки целомическихъ полостей кольцевой мускулатуры можно было-бы видѣть просто расщепленіе субмускулярной перепонки, но такъ какъ эти полости при ихъ отхожденіи отъ центрального целома латерально не представляютъ никакихъ ближайшихъ отношеній въ упомянутой перепонкѣ, а проливаются черезъ пограничныя образованія, переходящія далѣе въ проксимальную оболочку кольцевыхъ мышечныхъ пучковъ париподія (Таб. 6, рис. 68), то я и считаю болѣе правильнымъ принимать эти образованія стѣнки целомическихъ полостей за самостоятельныя пограничныя пластинки кольцевыхъ мышцъ. Однако затѣмъ проксимальная изъ нихъ сливается съ субмускулярной перепонкой.

Мнѣ остается сказать еще нѣсколько словъ о разграниченіи пучковъ кольцевыхъ мышцъ другъ отъ друга въ ихъ ходѣ подъ продольными мышечными лентами. Въ сомитахъ передней и средней части тѣла (Таб. 6, рис. 64) они не такъ рѣзко отдѣлены одинъ отъ другого, какъ въ препигидіальныхъ сомитахъ, а именно: простыя пограничныя перепонки, проходящія въ кольцевомъ направленіи и отдѣляющія мышечные пучки отъ сосѣднихъ, имѣютъ большее количество отверстій, такъ что часто вмѣсто перепонки получается какъ-бы рядъ отдѣльныхъ пластинокъ или тяжей, идущихъ отъ субэпитедіальной перепонки по направленію въ субмускулярной. Подобныя отношенія были уже выше отмѣчены мною для

*N. geniculatus*, но тамъ они идутъ еще далѣе въ направленіи совершеннаго исчезновенія пограничныхъ перепонокъ слоя кольцевыхъ мышцъ.

Въ кольцевыхъ мышечныхъ пучкахъ *E. norvegica* кроме описанныхъ есть пограничныя пластинки, идущія болѣе или менѣе наклонно къ субэпителиальной перепонкѣ и своими краями соединяющіяся съ прочими, такъ что иногда получается даже впечатлѣніе двуслойности въ расположеніи кольцевыхъ мышечныхъ пучковъ. Мѣстами встрѣчаются, наконецъ, среди мышечныхъ пучковъ пограничныя тяжи, идущіе въ разныхъ направленіяхъ безъ какой-либо правильности. Всѣ эти образованія можно, по всей вѣроятности, свести на перепонки, проходящія въ кольцевомъ направленіи и представляющія разныя степени развитія отверстій, какъ я указывалъ при описаніи пограничныхъ образованій кольцевой мускулатуры *N. geniculatus*.

Въ препигидіальныхъ сомитахъ отдѣльные мышечные пучки оказываются болѣе рѣзко индивидуализированными (Таб. 6, рис. 66), что стоитъ въ связи съ общимъ уменьшеніемъ количества мышечныхъ волоконъ въ нихъ. Благодаря этому указанные пучки становятся ниже, располагаются часто на нѣсколько большемъ разстояніи другъ отъ друга и ихъ плоскости соприкосновенія дѣлаются уже, иногда сводятся до одной точки. Дальнѣйшій шагъ въ этомъ направленіи ведетъ въ немногихъ самыхъ заднихъ сомитахъ тѣла къ тому, что между отдѣльными мышечными пучками покровный эпителий и продольная мускулатура непосредственно прилегаютъ другъ къ другу, отдѣляясь только пограничной пластинкой, т. е. оболочка соотвѣтствующихъ кольцевыхъ пучковъ мышцъ образована только субэпителиальной и субмускулярной перепонками. Состояніе это было уже выше описано для мышечныхъ пучковъ, проходящихъ возлѣ границы сомита.

На фронтальныхъ срѣзахъ видно, что кольцевая мускулатура латерально какъ подъ спинными (Таб. 6, рис. 63), такъ и подъ брюшными продольными мышцами является многослойной, однако въ дѣйствительности только периферическіе пучки относятся къ кольцевымъ мышцамъ, прочіе-же представляютъ дистальные концы параподіальныхъ (щетинковыхъ) мышцъ или принадлежатъ къ косымъ мышцамъ. Привѣрпясь здѣсь, концы обѣихъ этихъ группъ мышцъ пронижаютъ въ пограничную перепонку, которая покрываетъ пучки коль-

цевой мускулатуры проксимально, окружаются со всѣхъ сторонъ оболочкой изъ этой пограничной перепонки и становятся такимъ образомъ совершенно сходными съ кольцевыми мышцами. Однако уже незначительно далѣе дорзально, геср. вентрально, происходитъ постепенное утоньшеніе пучковъ параподіальныхъ (щетинковыхъ) и косыхъ мышцъ, которые затѣмъ кончаются, вмѣстѣ съ чѣмъ кончаются и ихъ оболочки изъ пограничныхъ образованій, переходя въ пограничныя перепонки кольцевыхъ мышцъ. Въ слоя этихъ послѣднихъ параподіальные и косые мышечные пучки не имѣютъ обыкновенно такихъ оболочекъ, лишь вблизи мѣстъ прикрѣпленія на нихъ встрѣчаются отдѣльныя пограничныя волокна и тяжи, которые тянутся на различное разстояніе и не представляютъ какой-либо правильности въ распредѣленіи.

Продольныя мышечныя ленты *E. norvegica* (Таб. 6, рис. 67) одѣты со всѣхъ сторонъ субмускулярной пограничной перепонкой, какъ это описано выше для *E. siciliensis*, такъ что каждая дорзальная лента отъ мѣста своего прикрѣпленія въ первомъ сомитѣ тѣла до препигидіальныхъ сомитовъ, т. е. почти по всей своей длинѣ заключена въ непрерывную оболочку изъ пограничной перепонки, вентральныя-же ленты и въ заднемъ препигидіальномъ сомитѣ представляютъ тѣ-же отношенія. Въ предпослѣднемъ сомитѣ тѣла мнѣ пришлось наблюдать, что его спинныя ленты проксимально лишены субмускулярной перепонки. Она появляется въ слѣдующемъ далѣе впередъ сомитѣ сначала у латеральнаго края соответственной ленты и постепенно распространяется отсюда на всю проксимальную поверхность послѣдней.

Строеніе субмускулярной пограничной перепонки сходно съ описаннымъ для другихъ Eunicidae, но у *E. norvegica* я особенно хорошо могъ наблюдать въ ней присутствіе мельчайшихъ отверстій, такъ что вся перепонка превращалась въ своего рода рѣшетчатую пластинку. Это явленіе особенно рѣзко выражено въ среднихъ сомитахъ тѣла, но оно встрѣчается въ большей или меньшей степени также повсюду и въ другихъ пограничныхъ перепонкахъ. Я полагаю, что эти „уколы“ представляютъ не что иное, какъ остатки или слѣды прохожденія черезъ перепонку какихъ-либо амебоцитовъ.

Здѣсь будетъ уместно обратить вниманіе на особаго рода целоמוцитовъ, которыхъ я наблюдалъ у *E. norvegica*, именно:

въ целотеліи продольныхъ мышечныхъ лентъ, а можетъ быть и непосредственно на немъ, находятся то широкія, то узкія, но всегда плоскія и очень значительныя по своимъ размѣрамъ вѣтки, которыя заключаютъ внутри массу палочкообразныхъ включеній (Таб. 6, рис. 69). Послѣднія напоминаютъ мелкихъ бактерій, но, очевидно, представляютъ или продукты жизнедѣятельности этихъ целомоцитовъ или должны быть гомологизированы целотеліальнымъ волокнамъ, описаннымъ у *N. geniculatus* и *E. siciliensis*. У послѣдней формы, мы видѣли, эти волокна бываютъ очень небольшихъ размѣровъ, но все-таки значительно бѣльшихъ, чѣмъ у *E. norvegica*. Вопросъ о природѣ этихъ образованій приходится, слѣдовательно, пока оставить открытымъ.

Описанные целомоциты проникаютъ въ самую продольную мускулатуру, особенно въ ея проксимальные отдѣлы, гдѣ распространяются на подобіе очень тонкихъ перепонокъ. На поперечныхъ разрѣзахъ тѣла послѣднія даютъ впечатлѣніе неправильной широкопетливой сѣти. Въ центрѣ и въ проксимальной части брюшныхъ лентъ (Таб. 6, рис. 67), въ боковой и проксимальной спинныхъ бываютъ развиты болѣе или менѣе узкія щелеобразныя полости, которыя со всѣхъ сторонъ ограничены такими перепонками. Съ пограничными образованіями описанные целомоциты такъ же, какъ и образованные ими щелеобразныя полости не стоятъ въ какой-либо связи, хотя при нѣкоторыхъ методахъ обработки ихъ близко напоминаютъ.

Подобныя полости я наблюдалъ также у *E. siciliensis* (Таб. 5, рис. 53). Онѣ присутствуютъ, быть можетъ, и у *N. geniculatus* и *N. hillairii*, но развиты здѣсь въ видѣ выростовъ целома, проникающихъ далеко въ ленты продольныхъ мышцъ. Основной разницы въ тѣхъ и другихъ образованіяхъ, мнѣ кажется, не должно быть—въ одномъ случаѣ, именно у *Eupice*, целомоциты отграничиваютъ полости, которыя не стоятъ въ связи съ целомомъ, такъ какъ отдѣлены отъ него постоянно покрывающей продольныя мышцы субмускулярной пограничной перепонкой; въ другомъ случаѣ, у *Notocirrus*, такая пограничная перепонка отсутствуетъ, и понятно, что полости, выстланныя совершенно гомологичными элементами, становятся въ связь другъ съ другомъ. Вполнѣ возможно однако, что целомическіе каналы, проникающіе въ продольную мускулатуру, образуются здѣсь просто какъ выпячиванія целома.

Слѣдуетъ указать еще, что описанные целомоциты *E. norvegica* развиты въ сомитахъ передней и средней части тѣла; въ заднихъ сомитахъ они постепенно редуцируются и въ препигидіальныхъ сомитахъ уже совершенно отсутствуютъ.

Въ средней части тѣла *E. norvegica* поверхностныя интерсегментальныя бороздки не соотвѣтствуютъ настоящимъ границамъ сомитовъ (Таб. 6, рис. 63). Онѣ отдѣлены отъ этихъ послѣднихъ нѣсколькими пучками кольцевыхъ мышцъ — здѣсь имѣется до 5—8 такихъ пучковъ. На мѣстахъ интерсегментальныхъ бороздокъ въ покровномъ эпителии находится широкая полоса опорныхъ вѣтокъ съ тонофибриллами, на мѣстахъ-же границъ сомитовъ подобная полоса оказывается уже и кромѣ того подраздѣляется срединной кольцевой щелью на двѣ, переднюю и заднюю, какъ это имѣетъ мѣсто и у *E. sicilensis*. Соотвѣтственно съ этимъ въ кутикулѣ также наблюдается кольцевое утоньшеніе, а въ пограничныхъ образованияхъ продольной мускулатуры кольцевая щель (Таб. 6, рис. 70). Такимъ образомъ названныя пограничныя образования оказываются развитыми метамерно.

Отъ одной такой диссепиментальной щели до слѣдующей, т. е. въ продольномъ направленіи, среди мышечныхъ волоконъ проходятъ пограничныя перепонки (Таб. 6, рис. 70), которыя дистальнымъ своимъ краемъ соединяются съ наружной субмускулярной пластинкой и выглядятъ какъ септы, располагающіяся по нормали къ этой послѣдней (Таб. 6, рис. 67). Высота указанныхъ септъ колеблется очень значительно, а именно: въ среднемъ отдѣлѣ сомита онѣ очень низки и едва проникаютъ между продольныхъ мышечныхъ волоконъ, непосредственно же возлѣ диссепимента онѣ простираются отъ дистальной субмускулярной перепонки продольныхъ мышцъ до проксимальной; ихъ высота, слѣдовательно, на протяженіи задней или передней трети сомита измѣняется очень быстро, хотя и постепенно. Этими септами продольныя мышцы раздѣляются по ихъ длинѣ на рядъ мышечныхъ пучковъ, которые однако лишь дистально совершенно отграничены другъ отъ друга, проксимально же почти по всему протяженію сомита необособлены.

У диссепиментальной щели указанные септы образуютъ сѣтъ изъ толстыхъ пограничныхъ волоконъ (Таб. 6, рис. 71),



при чемъ чѣмъ ближе къ этой щели, тѣмъ болѣе узкопетлистой представляется сѣтъ. Последняя пронизываетъ всю толщу продольной мускулатуры и периферически непосредственно соединяется съ субмускулярной перепонкой или съ субэпителиальной тамъ, гдѣ субмускулярная съ ней слита. Подобная картина уже была описана въ диссепиментальной пограничной пластинкѣ другихъ изученныхъ мною Eunicidae. Она получается, повидимому, вслѣдствіе развитія неправильно расположенныхъ анастомотическихъ волоконъ между отдѣльными пограничными пластинками септъ продольной мускулатуры. На продольныхъ разрѣзахъ видно (Таб. 6, рис. 70), что каждый диссепиментъ въ продольныхъ мышцахъ образованъ двумя такими сѣтями пограничныхъ волоконъ, одна передъ описанной выше диссепиментальной щелью, другая сзади.

Наибольшую мощность продольныя мышечныя ленты *E. norvegica* имѣютъ на протяженіи приблизительно 40 сомитовъ дорзально и 60 вентрально, начиная съ седьмого сомита тѣла, гдѣ мышцы глоточнаго мѣшка присоединяются къ продольной мускулатурѣ или наоборотъ. Далѣе назадъ эта послѣдняя становится слабѣе, какъ всегда бываетъ и у прочихъ Eunicidae. Соотвѣтственно съ этимъ становятся постепенно слабѣе развитыми пограничныя образованія, находящіяся въ продольныхъ мышцахъ. Болѣе низкіе участки продольныхъ пограничныхъ септъ подвергаются полной редуціи, вслѣдствіе чего въ заднихъ сомитахъ получаютъ лишь довольно широкія диссепиментальныя пластинки вродѣ описанныхъ у *E. siciliensis* безъ связи другъ съ другомъ по длинѣ сомита. Въ трехъ препигидіальныхъ сомитахъ исчезаетъ также кольцевая щель диссепимента, такъ что обѣ его пограничныя пластинки представляются на продольныхъ разрѣзахъ ввидѣ одной неширокой ленты. Какъ остатки продольныхъ пограничныхъ септъ являются развитые мѣстами, продольные ряды пограничныхъ волоконъ, отходящихъ между мышечными волокнами отъ дистальной субмускулярной перепонки (Таб. 6, рис. 66).

Въ сомитахъ съ умѣренно развитой продольной мускулатурой, т. е. въ располагающихся въ задней половинѣ тѣла, я могъ констатировать, что сѣтъ пограничныхъ волоконъ диссепимента выражена очень своеобразно (Таб. 6, рис. 72), такъ что вмѣсто довольно толстыхъ волоконъ получаютъ настоя-

щіе тяжи, при чемъ закругленные углы сѣти заполнены безструктурною или гранулярною массою.

Въ сомитахъ передней части тѣла щель въ пограничныхъ образованіяхъ диссепимента отсутствуетъ, какъ это было указано выше для *N. geniculatus*, такъ что получаются на мѣстѣ диссепимента довольно широкія непрерывныя пограничныя пластинки, которыя далѣе, къ средней части сомита переходятъ въ продольные ряды пограничныхъ волоконъ или разной величины пластинокъ, соотвѣтствующіе описаннымъ выше продольнымъ септамъ мышечныхъ дорзальныхъ и вентральныхъ лентъ.

Только въ препигидіальныхъ сомитахъ можно видѣть непосредственный переходъ диссепиментальныхъ пограничныхъ образованій продольной мускулатуры въ пограничную перепонку диссепимента целома—здѣсь пограничныя тяжи первыхъ вѣрообразно распадаются въ волокна послѣднихъ. Въ слѣдующихъ далѣе рострально сомитахъ происходитъ уже смѣщеніе диссепиментовъ впередъ—сначала лишь въ слабой степени, такъ что пограничная перепонка диссепимента посредствомъ косо проходящихъ тяжей или пластинокъ непосредственно соединяется съ диссепиментальными пограничными образованіями продольной мускулатуры, однако чаще наблюдается уже соединеніе съ пограничными тяжами, которые проходятъ среди продольныхъ мышцъ болѣе или менѣе параллельно ихъ диссепиментальнымъ образованіямъ и, вѣроятно, представляютъ лишь обособленные пучки этихъ послѣднихъ. Въ громадномъ большинствѣ сомитовъ не существуетъ никакого ближайшаго отношенія между пограничными образованіями диссепиментовъ целома и такими-же продольной мускулатуры. Послѣднія заканчиваются въ проксимальную часть субмускулярной перепонки приблизительно у границы сомита, первыя-же соединяются съ этой перепонкой около середины сомита.

Строеніе диссепиментовъ *E. norvegica* не представляетъ какихъ-либо особенностей. Отмѣчу ходъ волоконъ въ ихъ пограничной перепонкѣ возлѣ продольныхъ мышцъ по нормали къ этимъ послѣднимъ. Пучки дорзо-вентральныхъ мышцъ не имѣютъ ближайшихъ отношеній къ пограничнымъ образованіямъ диссепимента, но располагаются непосредственно примыкая къ нему сзади. Они ввидѣ средней мощности пучковъ про-

ходятъ возлѣ кишечника и прикрѣпляются вентрально на брюшной цѣпочкѣ, дорзально въ медіанномъ промежуткѣ между обѣими продольными мышечными лентами.

Что касается мезентеріевъ, то относительно пограничной перепонки брюшного мезентерія я не прибавлю ничего новаго къ описанному для другихъ Eunicidae. Дорзальный мезентерій на протяженіи 6.—9. сомитовъ тѣла состоитъ изъ ординарной пограничной перепонки и покрывающихъ ее слоевъ целотелія. Подходя къ продольнымъ мышцамъ, его пограничная перепонка расщепляется на двѣ, изъ которыхъ каждая на медіодорзальныхъ углахъ соотвѣтственныхъ мышечныхъ лентъ переходитъ въ субмускулярную пластинку этихъ послѣднихъ.

Такое строеніе спинного мезентерія измѣняется очень быстро вмѣстѣ съ появленіемъ мышечныхъ пучковъ, которые идутъ отъ кишечника къ кожно-мышечному мѣшку и, по-видимому, представляютъ не что иное, какъ периферическія части дорзо-вентральныхъ и кольцевыхъ мышечныхъ волоконъ стѣнки кишки. Эти мышечные пучки хорошо развиты по всей длинѣ сомита, начиная съ сомитовъ, заключающихъ пищеводъ, т. е. приблизительно съ 10-го сомита, до середины тѣла. Они заложены—одинаъ, а чаще два или три въ поперечномъ направленіи другъ возлѣ друга—какъ-бы въ самой пограничной перепонкѣ мезентерія, такъ что послѣдняя образуетъ вокругъ нихъ полныя оболочки. Переходя на стѣнку кишки, описываемые мышечные пучки выходятъ изъ этихъ пограничныхъ образований и только снаружи примыкаютъ къ субэпителиальной перепонкѣ кишечника. Такимъ образомъ оболочки, о которыхъ идетъ рѣчь, образуются на концахъ мышечныхъ пучковъ или вслѣдствіе расщепленія пограничной перепонки мезентерія, или путемъ развитія на ней отвѣтвленій, но во всякомъ случаѣ очень сходно съ тѣмъ, что было описано выше для оболочекъ концовъ параподіальныхъ или косыхъ мышцъ въ слѣб кольцевой мускулатуры. Брюшные концы указанныхъ мышцъ кишечника не представляютъ ничего подобнаго по отношенію къ вентральному мезентерію—отходя отъ латеро-вентральныхъ частей кишки, мышечные пучки пробѣгаютъ на нѣкоторомъ разстояніи отъ этого мезентерія справа и слѣва къ боковымъ частямъ брюшной цѣпочки, на субэпителиальной перепонкѣ которой и прикрѣпляются типичнымъ образомъ;

Въ сомитахъ передней половины тѣла дорзальный мезентерій бываетъ однако чрезвычайно низокъ, такъ какъ здѣсь кишечникъ подходитъ къ спинной мускулатурѣ почти до соприкосновенія, и описываемые мышечные пучки пробѣгаютъ собственно въ медіанномъ промежуткѣ между обѣими спинными мышечными лентами. Это обстоятельство мало измѣняетъ общую картину.

Въ задней половинѣ тѣла развитіе указанныхъ мышечныхъ пучковъ постепенно становится слабѣе. Они пробѣгаютъ сначала съ той и другой стороны у хорошо развитой пограничной перепонки мезентерія безъ всякихъ оболочекъ изъ пограничныхъ образований и только близъ продольныхъ мышцъ постепенно вступаютъ въ такія оболочки.

Совершенно одинаковы по всей длинѣ тѣла отношенія концовъ описываемыхъ мышечныхъ пучковъ во время ихъ хода въ медіанномъ промежуткѣ между дорзальными мышечными лентами. Мезентеріальная пограничная перепонка, какъ было указано, сливается съ субмускулярной, расщепляясь при этомъ соотвѣтственно правой и лѣвой мышечнымъ лентамъ. Тамъ, гдѣ въ ней заложены пучки мышцъ, расщепленіе уже имѣетъ мѣсто ранѣе, и у продольныхъ мышцъ въ субмускулярную перепонку переходятъ лишь наружные участки оболочекъ этихъ мышцъ. Остальныя-же части пограничныхъ образований продолжаютъ съ мышечными пучками далѣе периферически и вступаютъ, наконецъ, въ связь съ пограничными образованиями слоя кольцевой мускулатуры. Соотвѣтственно съ этимъ оболочки описываемыхъ мышечныхъ пучковъ сохраняютъ свои отношенія такими-же, какъ и до вступленія въ медіанный промежутокъ между мышечными лентами, съ небольшою лишь разницей—събоковъ эти пучки бываютъ здѣсь одѣты уже субмускулярной пограничной перепонкой. Въ заднихъ сомитахъ болѣе слабое развитіе кольцевыхъ мышцъ вишки ведетъ къ тому, что въ этомъ промежуткѣ мы видимъ лишь рядъ слѣдующихъ другъ за другомъ небольшихъ мышечныхъ пучковъ.

Переходимъ къ описанію субэпителиальной перепонки кишечника, которая непосредственно соединяется съ пограничными образованиями диссепиментовъ и мезентеріевъ, а у ротового и анального отверстій переходитъ въ субэпителиальную перепонку покровнаго эпителія. Она, какъ было

описано и для других *Eunicidae*, отличается от этой последней болѣе грубой волокнистостью, причемъ ходъ волоконъ бываетъ преимущественно кольцевой, мѣстами-же, особенно въ задней половинѣ тѣла присутствуютъ и идущія въ продольномъ направленіи волокнистыя образованія или даже складки. Типично можно видѣть (Таб. 6, рис. 73), что между базальными частями эпителиальныхъ клѣтокъ средней кишки отъ субэпителиальной перепонки отходятъ пограничныя пластинки, пробѣгающія въ продольномъ направленіи. Онѣ на продольныхъ разрѣзахъ (Таб. 6, рис. 75) являются ввидѣ ординарныхъ, волнообразно извилистыхъ линій. Тамъ и сямъ эти пластинки соединяются другъ съ другомъ такими-же идущими въ поперечномъ направленіи пограничными образованіями. Вышина ихъ въ эпителии (Таб. 6, рис. 73) не очень значительна и сильно варьируетъ—встрѣчаются всѣ переходы отъ какъ бы простого, хорошо развитаго продольнаго тяжа или волокну къ невысокимъ пластинкамъ, недостигающимъ половины высоты кишечнаго эпителия. Было-бы правильнѣе называть описываемыя образованія спавшимися проксимальными частями стѣнокъ сосудовъ, такъ какъ тамъ, гдѣ сплетеніе кровеносныхъ сосудовъ стѣнки кишки ясно видно благодаря наполненію ихъ кровью (Таб. 6, рис. 74), сосуды всегда проходятъ внутри описанныхъ продольныхъ пограничныхъ пластинокъ и ихъ анастомозъ. Только дистальная стѣнка сосуда образована, повидимому, субэпителиальной перепонкой, тогда какъ боковая и проксимальная его стѣнки состояются указанными продольными пластинками. При большомъ наполненіи сосудовъ кровью на субэпителиальной перепонкѣ кишки уже не видно никакихъ такихъ пластинокъ или складокъ—соотвѣтственно ходу сосудовъ располагаются дугообразныя выпуклости, представляющія проксимальную стѣнку щелеобразныхъ каналовъ въ пограничной пластинкѣ, т. е. сосудовъ. Слѣдуетъ полагать, что если не всегда, то въ очень многихъ случаяхъ описанныя продольныя пластинки являются слѣдовательно лишь спавшимися до исчезновенія просвѣта сосудами.

Отъ субэпителиальной перепонки средней кишки дистально отходятъ также гребнеобразныя продольныя складки или пластинки (Таб. 6, рис. 73), которыя однако не проникаютъ въ слой кольцевыхъ мышцъ кишечника и соотвѣт-

ственно съ этимъ бываютъ ниже и толще выше описанныхъ проксимальныхъ продольныхъ пластинокъ. Каждой изъ послѣднихъ соответствуетъ 1—3 дистальныхъ. Ихъ свободный край представляется ввидѣ очень толстаго и грубаго волокна, отъ котораго отходятъ еще короткіе зубцы. Иногда вмѣсто такихъ зубцовъ развиваются настоящія пограничныя волокна, которыя могутъ проникать среди мышечныхъ пучковъ стѣнки средней кишки. При полномъ наполненіи кровью сосудовъ стѣнки кишечника (Таб. 6, рис. 74) описываемыя складки до известной степени сглаживаются, однако совершеннаго ихъ исчезновенія не происходитъ. Сходныя съ описываемыми складками или пластинками образованія находятся также на пограничной перепонкѣ диссепиментовъ въ непосредственной близости кишки тамъ, гдѣ проходятъ дорзовентральные мышечные пучки. Какъ здѣсь, такъ и на субэпителиальной перепонкѣ средней кишки складки, о которыхъ идетъ рѣчь, приходится поставить въ связь съ соображеніемъ прилегающихъ непосредственно къ нимъ мышцъ — въ первомъ случаѣ дорзовентральныхъ, во второмъ кольцевыхъ кишечника. Подобныя отношенія были уже описаны для субэпителиальной перепонки кишечника *N. geniculatus*.

Картина описанныхъ пограничныхъ образованій остается нѣсколько неполной, если не удѣлится особаго вниманія этимъ образованіямъ пигидіальнаго сегмента и препигидіальныхъ сомитовъ. Однако ввиду того, что ихъ состояніе у *Eupicidae* въ этихъ частяхъ тѣла едва-ли является постояннымъ и въ деталяхъ неизмѣннымъ, скорѣе-же должно быть считаемо находящимся въ постоянномъ процессѣ развитія, а слѣдовательно въ большей или меньшей степени измѣняющимся, я дамъ картину пограничныхъ образованій, какъ они были развиты у одного изъ изслѣдованныхъ мною экземпляровъ *E. norvegica*.

Очень простыя отношенія имѣютъ мѣсто въ пигидіальномъ сегментѣ (Таб. 7, рис. 76). Здѣсь можно констатировать лишь субэпителиальную перепонку, которая подстилаетъ дистально покровный эпителий и проксимально эпителий задней кишки. Каудально перепонки обоехъ эпителиевъ переходятъ другъ въ друга, спереди-же пигидіальный сегментъ отграниченъ отъ задняго препигидіальнаго сомита непрерывной



пограничной перепонкой послѣдняго диссепимента целома. Всѣ эти перепонки пигидіальнаго сегмента хорошо развиты; волокна въ нихъ тонкія, но равномерно дифференцированныя. Кромѣ описанныхъ пограничныхъ образованій вентрально здѣсь (Таб. 7, рис. 76) встрѣчаются еще пограничныя волонна, проходящія среди вѣтокъ, располагающихся въ полости пигидіальнаго сегмента, и прикрѣпляющіяся съ одной стороны къ субэпителиальной перепонкѣ покрова, съ другой къ субэпителиальной перепонкѣ задней кишки. Ходъ ихъ бываетъ очень неправильнымъ, зигзагообразнымъ.

Въ заднемъ препигидіальномъ сомитѣ пограничныя образованія развиты вентрально, тогда какъ дорзально еще совершенно, повидимому, отсутствуютъ. Это, конечно, не касается субэпителиальной перепонки покрова, которая равно, какъ подобная перепонка кишечника, присутствуетъ рѣшительно по всему тѣлу животнаго. Брюшная цѣпочка (Таб. 7, рис. 77) лишь ввидѣ слабо выраженнаго продольнаго валика покровнаго эпителія вдается въ целомъ и, конечно, покрыта нормальной субэпителиальной перепонкой. Также ввидѣ небольшихъ колбообразныхъ выростовъ этого эпителія, покрытыхъ названной перепонкой, вдаются въ целомъ латеро-вентрально спинной и брюшной щетинковые мѣшки. Продольная мускулатура представлена въ описываемомъ сомитѣ хорошо развитыми вентральными лентами, располагающимися на субэпителиальной перепонкѣ покрова, но уже на самомъ незначительномъ разстояніи отъ послѣдняго диссепимента тѣла эти мышечныя ленты оказываются прикрытыми съ боковой и проксимальной сторонъ субмускулярной перепонкой. Послѣдняя периферически непосредственно переходитъ въ субэпителиальную. Что касается брюшного мезентерія, то онъ собственно еще отсутствуетъ и обозначенъ лишь брюшнымъ сосудомъ, пробѣгающимъ въ субэпителиальной перепонкѣ кишки и вдающимся при этомъ нѣсколько въ сторону целома; однако передъ переднимъ диссепиментомъ можно уже констатировать означенный мезентерій ввидѣ пограничной перепонки, идущей отъ брюшного сосуда къ брюшной цѣпочкѣ и непосредственно переходящей въ ихъ пограничныя образованія.

Пограничная перепонка диссепимента между описаннымъ сомитомъ и слѣдующимъ впередъ (Таб. 7, рис. 78) хорошо развита и снабжена радіально идущими волокнами. Вентрально

она соединяется съ субмускулярной перепонкой брюшных мышечныхъ лентъ, а дорзально по периферіи имѣетъ рядъ небольшихъ круглыхъ или овальныхъ отверстій, черезъ которыя проходятъ продольные мышечные пучки послѣдняго препигидіальнаго сомита въ предпослѣдній сомитъ.

Въ немъ пограничныя образованія оказываются уже довольно полно развитыми. Подъ брюшными мышечными лентами, располагаясь изолированно, проходятъ немногочисленные пучки кольцевыхъ мышцъ, которые находятся какъ-бы въ расщепленіяхъ субэпителиальной перепонки. Раньше такое состояніе оболочекъ кольцевыхъ мышцъ я описывалъ (стр. 60) слѣдующимъ образомъ — „оболочка этихъ изолированныхъ пучковъ образована дистально субэпителиальной перепонкой, проксимально субмускулярной“. Быть можетъ, отношенія кольцевой мускулатуры въ этомъ случаѣ дадутъ намъ указаніе на происхожденіе дистальной части субмускулярной перепонки путемъ расщепленія субэпителиальной.

Слабо развитыя спинныя продольныя мышечныя ленты въ описываемомъ сомитѣ имѣютъ свои пограничныя образованія—дистально онѣ покрыты субмускулярной перепонкой, вполнѣ отдѣленной отъ субэпителиальной. Здѣсь же появляется дорзальный мезентерій (Таб. 7, рис. 79), образованный двумя пограничными пластинками съ той и другой стороны у медианной линіи тѣла; пластинки эти постепенно сближаются другъ съ другомъ. Однако лишь въ слѣдующемъ впередъ сомитѣ онѣ сливаются въ типичную пограничную перепонку дорзальнаго мезентерія, тогда какъ брюшной мезентерій уже въ описываемомъ сомитѣ развитъ характерно. Въ этомъ сомитѣ имѣется, наконецъ, нефридіальный каналъ съ обычной оболочкой изъ пограничной перепонки. Онъ пронизываетъ пластинку типично развитаго диссепимента между предпослѣднимъ и третьимъ отъ конца сомитомъ тѣла, и соотвѣтственный нефростомъ располагается на диссепиментальной пограничной перепонкѣ спереди.

Въ располагающихся далѣе впередъ сомитахъ мы видимъ уже типичное развитіе пограничныхъ образованій, такъ какъ субмускулярная перепонка спинныхъ мышечныхъ лентъ начинаетъ распространяться отъ бокового края на ихъ проксимальную поверхность, и на протяженіи одного сомита этотъ процессъ уже заканчивается. Отмѣчу однако, что

брюшная цѣпочка во всѣхъ заднихъ сомитахъ не обособляется отъ покровнаго эпителія, а лишь ввидѣ продольнаго валика вдается въ целомъ и, конечно, покрыта нормальной субэпителіальной перепонкой, не имѣя обособленной оболочки.

Намъ остается для полноты описанія пограничныхъ образований *E. norvegica* сказать нѣсколько словъ относительно венозной системы.

Сосуды кишечнаго сплетенія, располагающіеся въ субэпителіальной пограничной перепонкѣ средней кишки и являющіеся лишь щелеобразными каналами въ этой перепонкѣ, образуютъ сѣть съ очень удлиненными прямоугольными ячейками. Въ поперечномъ разрѣзѣ (Таб. 6, рис. 74) сосуды представляются ввидѣ секторовъ, обращенныхъ вершиною въ просвѣтъ кишечника. Детали ихъ строенія уже были выше отмѣчены при описаніи субэпителіальной перепонки средней кишки.

Спинной сосудъ является двойнымъ, что имѣетъ мѣсто также и у другихъ представителей Eupne, напр. *E. harassii* Aud. & Mn-Edw. Посредствомъ особой подвѣски, образуемой пограничной пластинкой и двумя слоями целотелія, каждый изъ этихъ двухъ сосудовъ прикрѣпленъ къ мѣдодорзальной части кишки, а иногда къ спинному мезентерію. Въ пограничной перепонкѣ подвѣски проходятъ сосуды, соединяющіе кишечное сплетеніе со спиннымъ сосудомъ. Число ихъ достигаетъ 8—10 въ одномъ сомитѣ, при чемъ 4—5 сосудовъ располагаются какъ-бы пучкомъ у передняго диссепимента. Одинъ изъ этихъ сосудовъ обыкновенно бываетъ довольно широкимъ и содержитъ на пограничной перепонкѣ своей стѣнки собраніе клѣтокъ, вдающихся въ его просвѣтъ на подобіе клапана. Стѣнка спинного сосуда состоитъ изъ внутренней пограничной пластинки и располагающагося снаружи слоя целотелія. Въ сомитахъ передней части тѣла имѣется также средній слой, образованный хорошо развитыми кольцевыми мышечными волокнами; въ средней части тѣла кольцевыя мышцы развиты лишь передъ задней диссепиментальной перегородкой сомита ввидѣ значительнаго сфинктера, на остальномъ-же протяженіи сомита онѣ, повидимому, совсѣмъ отсутствуютъ. Передъ сфинктеромъ въ сосудѣ располагается клапанъ, построенный сходно съ тѣмъ, что было описано въ сосудѣ, соединяющемъ кишечное сплетеніе съ брюшнымъ сосудомъ у *N. geniculatus* и *E.*

*siciliensis*. Впереди клапана на пограничной перепонкѣ со стороны просвѣта спинного сосуда располагаются обыкновенно амебоциты въ разномъ количествѣ, но псевдоэпителія мнѣ наблюдать не приходилось.

На мѣстахъ диссепиментовъ оба спинныхъ сосуда соединяются другъ съ другомъ поперечной анастомозой, проходящей черезъ пограничную перепонку спинного мезентерія и черезъ слой примыкающихъ къ ней мышцъ. Стѣнка ея образована, какъ у спинного сосуда, пограничной перепонкой. Тутъ-же отъ cadaго спинного сосуда отходитъ по комиссуральному сосуду, который на короткой подвѣсѣ прикрѣпленъ къ передней поверхности диссепимента, а далѣе переходитъ на спинную продольную мышечную ленту. Строеніе подвѣски типично—короткая пограничная пластинка покрытая съ обѣихъ сторонъ целотеліемъ; также просто и строеніе комиссурального сосуда-внутренняя пограничная перепонка и наружный слой целотелія.

Отъ спинного сосуда отходятъ кромѣ того сосуды, направляющіеся въ толщѣ мезентерія въ описанныя выше целомическія полости слоя кольцевыхъ мышцъ, и сосуды, идущіе по проксимальной поверхности спинной мышечной ленты. Внутренняя выстилка ихъ всегда образована пограничной перепонкой, а снаружи располагается слой целотелія. Отношенія указанныхъ сосудовъ сходны съ описаннымъ С. Тимофеевымъ (1910) для *E. harassii*.

Относительно брюшного комиссурального сосуда и связанныхъ съ нимъ я укажу лишь, что ихъ строеніе одинаково съ указаннымъ для соотвѣствующихъ спинныхъ сосудовъ, отъ описанія же сложныхъ топографическихъ отношеній совершенно увлечусь, такъ какъ оно повело-бы слишкомъ далеко въ спеціальные вопросы морфологіи Eunicidae. Отмѣчу однако, что у *E. norvegica* изрѣдка встрѣчаются сосуды, пробѣгающіе въ слой продольныхъ мышцъ. Стѣнка ихъ образована одной только пограничной перепонкой.

Брюшной сосудъ, соединительныя отъ него вѣтви съ ампулами къ висцеральному сплетенію и сосуды брюшной цѣпочки развиты сходно съ описаннымъ для *E. siciliensis*.

Общей, въ извѣстной мѣрѣ, характерною чертой кровеносныхъ сосудовъ *E. norvegica* можно считать отсутствіе въ ихъ стѣнкѣ волоконъ целотеліального происхожденія, кото-

рыя у *N. geniculatus* хорошо развиты и располагаются непосредственно на пограничной перепонкѣ. Какъ и у *E. siciliensis*, фактъ этотъ я объясняю отсутствіемъ хорошо развитыхъ целотеліальныхъ волоконъ вообще у *E. norvegica*.

Намъ остается еще дать описаніе строенія пограничныхъ образованій въ жабрѣ *E. norvegica*, органъ широко распространенномъ среди Eupicidae, съ которымъ однако у *N. geniculatus* и *E. siciliensis* мы не встрѣчались.

Жабра начинается непосредственно надъ дистальнымъ концомъ спинного щетинковаго мѣшка, такъ что этотъ послѣдній раздѣляетъ входъ въ целомическую ея полость на два отдѣла—передній и задній. Каждое отверстие овальной формы содержитъ сѣтъ пограничныхъ тяжей и пластинокъ, отходящихъ отъ субэпителиальной перепонки покрова. С. Тимофеевъ (1910) указываетъ на сильное развитіе соединительной ткани въ основаніи жаберы *E. harassii*. Черезъ узкія ячеи этой сѣти у *E. norvegica* проходятъ изъ пароподія въ полость жаберы пучки мышцъ, а по срединѣ соответствующій, т. е. передній или задній кровеносный сосудъ, относящійся къ спинному или брюшному отдѣлу комиссуральной дуги.

Далѣе въ жабрѣ (Таб. 6, рис. 68) оба входныхъ отдѣла немедленно сливаются въ одну сплошную полость, выстланную по периферіи субэпителиальной пластинкой, въ которой изнутри прилегаютъ незначительные мышечные пучки. Эти послѣдніе проходятъ по длинѣ жаберы и сначала какъ-бы покрыты пограничными образованіями также и съ аксіальной стороны, но затѣмъ эти аксіальные перепонки пропадаютъ, лишь мѣстами между мышечныхъ волоконъ проходятъ отъ субэпителиальной перепонки небольшіе пограничные тяжи или пластинки. У передней и у задней стѣнки жаберы пробѣгаетъ по указанному выше сосуду, изъ которыхъ каждый прикрѣпленъ къ срединѣ задней, геср. передней стѣнки посредствомъ небольшой подвѣски. Эта послѣдняя содержитъ пограничную пластинку, снаружи на которой располагаются два целотеліальныхъ слоя. Также типично построены и сосуды, проходящіе до конца жаберы и здѣсь переходящіе другъ въ друга—въ стѣнкѣ ихъ имѣется внутренняя пограничная перепонка и наружный слой целотелія.

Однако характернымъ для жабры является присутствіе пограничныхъ пластинокъ, проходящихъ между вѣтвѣтокъ покровнаго эпителія почти до кутикулы и образующихъ правильныя полукольца на протяженіи отъ передняго сосуда до задняго. Такимъ образомъ въ эпителии жабры получается съ обѣихъ боковъ по ряду близко другъ къ другу расположенныхъ полукольцевыхъ пластинокъ, которыя довольно высоки по срединѣ, а въ концамъ сходятъ на нѣтъ, сливаясь съ субэпителиальной перепонкой. Описываемыя пластинки являются, быть можетъ, просто глубокими складками этой послѣдней, такъ какъ на продольныхъ разрѣзахъ черезъ жабру субэпителиальная перепонка представляется ввидѣ ряда дугъ, концы которыхъ сливаясь переходятъ въ полукольцевыя пластинки. Дистальный край каждой такой пластинки несетъ небольшой кровеносный сосудъ, представляющій собственно щелеобразную полость въ такомъ краѣ и потому имѣющій въ своей стѣнѣ лишь одинъ слой, а именно внутреннюю пограничную перепонку. Вопреки даннымъ С. Тимофеева (1910) я не могъ констатировать типичнаго наружнаго целотеліальнаго слоя на нихъ и полагаю, что передъ нами сосуды, находящіеся въ субэпителиальной пограничной перепонкѣ, на подобіе описанныхъ въ жабрѣ *N. geniculatus*. Своими концевыми частями каждый описываемый сосудъ переходитъ въ передній, геср. задній продольный сосудъ жабры.

Къ описанному типу жабры, неразвѣтвленному, у *E. porvegica* всегда присоединяются боковыя вѣтви, а именно: на наружной сторонѣ главнаго ствола образуется рядъ располагающихся другъ надъ другомъ, довольно длинныхъ выростовъ. Изъ нихъ каждый повторяетъ въ своемъ строеніи уже описанное для главнаго ствола, при чемъ продольные сосуды каждой вѣтви отходятъ отъ соотвѣствующихъ, т. е. передняго и задняго сосудовъ этого послѣдняго.

#### IV. *Onuphis conchilega* Sars.

Эта форма, представляющая по сравненію съ описанными очень много примитивныхъ чертъ въ своей организаціи, будетъ послѣдней въ ряду детально разработанныхъ мною представителей *Eunicidae*, какъ-бы замыкая этотъ рядъ.



Самые большіе экземпляры изъ обработанныхъ по методу серебрения Бельшовскаго содержали только около 40 переднихъ сомитовъ, однако едва-ли это можетъ отразиться на полнотѣ слѣдующаго описанія, такъ какъ у *O. conchilega* сомиты средней части тѣла начинаются уже съ 14-го сомита, а половые продукты оказываются развитыми съ 20-го.

Покровный эпителий *O. conchilega* бываетъ незначительной толщины, и лишь въ серединѣ длины сомита наблюдается болѣе значительное развитіе железистыхъ клѣтокъ, вслѣдствіе чего на этомъ мѣстѣ въ покровномъ эпителии образуется неширокій кольцевой валикъ (Таб. 7, рис. 82b). Соотвѣтственно съ этимъ здѣсь получается выпячиваніе субэпителиальной пограничной пластинки покрова, которая не представляетъ по своимъ отношеніямъ и строенію ничего особеннаго по сравненію съ описаннымъ для другихъ Eupicidae.

Скопленія железистыхъ элементовъ, берущихъ начало на боковыхъ щиткахъ вентрально у параподій, вдаются гроздевидными массами не только въ целомъ параподія, но и въ центральный отдѣлъ целома. Субэпителиальная пограничная перепонка покрываетъ, конечно, ихъ со всѣхъ сторонъ, и здѣсь мнѣ приходилось наблюдать, что она мѣстами оказывалась особенно интенсивно окрашенной, такъ что на препаратѣ получался пятнистый рисунокъ этой перепонки. Подобную окраску я могу себѣ представить или какъ результатъ особаго строенія послѣдней—но только не волокнистаго—или какъ результатъ плохой ея консервировки.

Только железистымъ образованіемъ является у *O. conchilega* спинной щетинковый мѣшокъ, въ которомъ щетинки здѣсь совершенно не развиваются. Это колбообразное образованіе располагается въ целомѣ латеро-дорзально, именно подъ боковымъ краемъ соотвѣтствующей спинной ленты продольныхъ мышцъ, и только посредствомъ тонкой ножки соединяется съ утолщеніемъ покровнаго эпителия при основаніи *cirrus dorsalis*, располагающагося по отношенію къ дорзальному хѣтоподію вентрально. Обычная субэпителиальная перепонка съ этого утолщенія переходитъ на описываемое железистое образованіе, покрывая его со всѣхъ сторонъ.

Отъ прочихъ описанныхъ мною формъ Eupicidae *O. conchilega* отличается присутствіемъ особыхъ железистыхъ ком-

плексовъ, которые бываютъ въ числѣ двухъ паръ въ каждомъ сомитѣ средней части тѣла (Таб. 4, рис. 36). Въ переднихъ сомитахъ они еще недифференцированы отъ покровнаго эпителія, являясь лишь ввидѣ утолщенныхъ участковъ этого послѣдняго. Это шаровидныя скопленія особыхъ колбасообразныхъ, значительныхъ по размѣрамъ железистыхъ элементовъ. Они располагаются въ сомитѣ по одному съ каждой стороны недалеко позади передняго диссепимента и столько-же передъ заднимъ диссепиментомъ. Ихъ выводные протоки открываются нѣсколько выше боковой линіи тѣла, подъ боковымъ краемъ продольныхъ мышечныхъ лентъ, у самой верхней части парасабдуральныхъ выростовъ соотвѣтственно спереди и сзади отъ нихъ. Величина этихъ железистыхъ образований неособенно значительна—они вдаются недалеко въ центральный целомъ. По периферіи они покрыты субэпителиальной перепонкой покровнаго эпителія. На этой послѣдней снаружи располагается целотелій съ находящимися въ немъ мышечными волокнами, очевидно, целотеліальнаго происхожденія, которыя проходятъ близко другъ возлѣ друга, въ экваторіальномъ направленіи, т. е. параллельно боковой поверхности тѣла. Въ промежуткахъ между мышечными волокнами на пограничной перепонкѣ видны хорошо выраженные утолщенія или ряды узелковъ, образованіе которыхъ, вѣроятно, слѣдуетъ поставить въ связь съ сокращеніемъ экваторіальныхъ мышечныхъ волоконъ описываемыхъ железистыхъ комплексовъ. Эти послѣдніе можно гомологизировать съ паутинными железами нѣкоторыхъ другихъ формъ *Polychaeta*, полного сходства однако я не наблюдалъ. По всей вѣроятности, „Knäueldrüsen“, отмѣченные Е. Ehlers'омъ (1864) для *O. tubicola* O. F. Müll., являются настоящими гомологами описываемыхъ железъ.

Брюшная цѣпочка *O. conchilega* со всѣхъ сторонъ покрыта субэпителиальной перепонкой (Таб. 8, рис. 97), такъ какъ проходитъ въ целомѣ на большихъ разстояніяхъ почти безъ всякой связи съ покровнымъ эпителиемъ. Только тамъ, гдѣ въ брюшную цѣпочку вступаетъ средняя, сензитивная пара нервовъ, т. е. приблизительно по срединѣ сомита, и у границъ сомитовъ элементы покровнаго эпителія и брюшной цѣпочки не отдѣлены другъ отъ друга, и субэпителиальная перепонка покровнаго эпителія непосредственно переходитъ

на эту послѣднюю. То же самое имѣетъ мѣсто при отхожденіи отъ нея обѣихъ паръ моторныхъ кольцевыхъ нервовъ сомита, изъ которыхъ передніе пробѣгаютъ немного позади отъ границы сомита, а задніе почти непосредственно передъ этой границей.

Сами нервы вызываютъ лишь незначительныя выпячиванія покровнаго эпителія, а соотвѣтственно и его пограничной перепонки (Таб. 7, рис. 82, 86, 87). Мѣстами однако, особенно на моторныхъ кольцевыхъ нервахъ, происходитъ дифференцировка ихъ отъ покровнаго эпителія посредствомъ пограничныхъ пластинокъ. У другихъ *Eupicidae* подобныя отношенія мнѣ также изрѣдка приходилось наблюдать, и я полагаю, что ихъ можно произвести отъ встрѣчающихся на сензитивныхъ нервахъ—а именно: съ той и другой стороны на указанномъ нервѣ часто располагается нѣкоторое количество пограничныхъ волоконъ, отходящихъ отъ прикрывающей его субэпителіальной перепонки (Таб. 7, рис. 86).

Пограничныя волокна встрѣчаются въ брюшной цѣпочкѣ рѣдко и проникая лишь на небольшое разстояніе въ ея ткань, обыкновенно, близъ медіанной линіи. Они отходятъ отъ пограничной перепонки съ дорзальной поверхности брюшной цѣпочки и имъ соотвѣтствуютъ пучки глійныхъ волоконъ.

Целомическихъ каналовъ, подобныхъ описаннымъ въ брюшной цѣпочкѣ *E. norvegica* и *E. siciliensis* (у послѣдней формы также и въ покровномъ эпителіи) у *O. conchilega* совершенно не бываетъ. За начальныя фазы ихъ развитія могутъ считаться пучки сильно развитыхъ пограничныхъ волоконъ, которыя спереди проникаютъ въ комплексы железистыхъ элементовъ близъ боковыхъ щитковъ (Таб. 7, рис. 80) этихъ послѣднихъ и направляются къ идущимъ съ периферіи пучкамъ опорныхъ клѣтокъ эпителія. Часто эти пограничныя волокна оказываются полыми, т. е. представляютъ изъ себя выросты целома.

Слѣдуетъ указать, что пучки хорошо развитыхъ пограничныхъ волоконъ располагаются еще въ осевой части слабо выраженного дорзальнаго пальпода брюшного щетинковаго мѣшка и у дистальнаго конца этого послѣдняго (Таб. 7, рис. 81).

Слой кольцевыхъ мышцъ *O. conchilega* (Таб. 7, рис. 82, 83, 86, 87; Таб. 8, рис. 100, 101) совершенно не содержитъ

целомическихъ полостей или каналовъ, и въ этомъ отношеніи описываемая форма является проще построенной по сравненію съ прочими изслѣдованными мною представителями Eunicidae. Подъ продольными мышцами пучки кольцевыхъ мышцъ располагаются непрерывно отъ передней границы сомита до задней и съ одной стороны покрыты субэпителиальной пограничной перепонкой, съ другой субмускулярной. Последняя бываетъ развита типично и мѣдодорзально переходитъ съ одной стороны тѣла на другую непрерывно, какъ было описано для *N. geniculatus*. На границахъ сомитовъ, которыя соотвѣтствуютъ кольцевымъ бороздкамъ тѣла, и гдѣ происходитъ соединеніе субэпителиальной и субмускулярной перепонокъ въ одну, имѣетъ мѣсто очень ясно выраженный перерывъ кольцевыхъ мышцъ. Такіе же перерывы находятся по ходу обоихъ кольцевыхъ моторныхъ нервовъ сомита, а именно близъ передней границы сомита и почти непосредственно передъ задней.

Слой кольцевыхъ мышцъ перегородками изъ пограничныхъ перепонокъ подраздѣляется на отдѣльные пучки. Эти перегородки проходятъ, слѣдовательно, въ кольцевомъ направленіи и прикрѣпляются дистально на субэпителиальной перепонкѣ, проксимально на субмускулярной. Лишь немногіе и небольшіе пучки кольцевыхъ мышцъ находятся между границею сомита и проходящими вблизи нея переднимъ и заднимъ кольцевыми нервами. Гораздо сильнѣе развиты пучки этихъ мышцъ между указанными нервами одного и того—же сомита и особенно по его срединѣ. Здѣсь бываютъ пограничныя пластинки, отходящія отъ описанныхъ пересѣзовъ оболочки мышечнаго пучка въ разныхъ мѣстахъ и подъ разными углами и идущія въ кольцевомъ направленіи, такъ что значительный мышечный пучекъ подраздѣляется на меньшіе, и вся толща кольцевыхъ мышцъ въ срединѣ сомита кажется многослойной. Эти вторичныя пограничныя пластинки кольцевыхъ мышцъ пробѣгаютъ на различныя разстоянія и являются непостоянными по сравненію съ первичными, т. е. соединяющими субэпителиальную и субмускулярную перепонки.

Подъ брюшной цѣпочкой и въ боковыхъ частяхъ тѣла вторичныя пограничныя пластинки встрѣчаются гораздо рѣже, тогда какъ первичныя хорошо развиты. Въ участкахъ непокрытыхъ продольной мускулатурой слой кольцевыхъ мышцъ

состоить (Таб. 8, рис. 94) изъ пучковъ—въ параподіяхъ они проходятъ у основанія по передней и задней стѣнкѣ—которые ограничены дистально субэпителиальной пограничной перепонкой, а съ боковъ описанными первичными, распространяющимися и на проксимальную поверхность пучковъ, такъ какъ субмускулярная перепонка здѣсь отсутствуетъ. Отдѣльные пучки кольцевыхъ мышцъ выражены здѣсь хорошо, такъ какъ соотвѣтственно каждому изъ нихъ образуются выпячиванія проксимальной части ихъ оболочекъ.

Что касается строенія пограничныхъ пластинокъ въ словъ кольцевыхъ мышцъ (Таб. 7, рис. 80; Таб. 8, рис. 100, 101, 89), то въ нихъ бываетъ очень хорошо выражена волокнистость, при чемъ ходъ этихъ волоконъ кольцевой по отношенію къ отдѣльнымъ мышечнымъ пучкамъ. Всюду встрѣчаются также отверстія ввидѣ окошечекъ различнаго размѣра, и пограничная пластинка мѣстами оказывается вслѣдствіе ихъ сильнаго развитія раздѣленной на болѣе или менѣе широкіе тяжи, проходящіе отъ субэпителиальной до субмускулярной перепонки.

Какъ у *E. norvegica* и *E. siciliensis* продольныя мышечныя ленты *O. conchilega* со всѣхъ сторонъ одѣты субмускулярной пограничной перепонкой (Таб. 7, рис. 83—85; Таб. 8, рис. 90, 91, 99—101). Однако у этой формы замѣчается очень сильное развитіе пограничныхъ образований и въ самой продольной мускулатурѣ. Волокна послѣдней разбиваются продольно проходящими пограничными пластинками на хорошо дифференцированные пучки, какъ это было сейчасъ указано и для кольцевой мускулатуры.

Въ сомитахъ передней части тѣла пограничныя пластинки, образующія перегородки между отдѣльными пучками (Таб. 7, рис. 83, 84; Таб. 8, рис. 99), тянутся непрерывно черезъ много сомитовъ и развиты въ такомъ большомъ количествѣ, что число мышечныхъ волоконъ, приходящихся на каждый пучокъ становится очень незначительнымъ, другими словами, пучки дѣлаются очень слабыми. Ходъ пограничныхъ пластинокъ, образующихъ перегородки, всегда бываетъ продольнымъ, но въ прочихъ отношеніяхъ крайне неопредѣленнымъ, такъ что на поперечномъ разрѣзѣ продольной мышечной ленты мы видимъ узко петлистую сѣть, и лишь подходящія къ субмускулярной перепонкѣ ея петли ориентированы

болѣе опредѣленно, именно по нормали къ этой послѣдней. Форма петель бываетъ крайне разнообразна—треугольная, четырехугольная, пятиугольная и т. д. съ нѣсколько закругленными углами, иногда-же овальная или совершенно круглая. Въ пограничныхъ пластинкахъ описываемой сѣти общее строеніе и ходъ волоконъ сходны съ наблюдаемымъ въ типично развитой субмускулярной перепонкѣ, которая у *O. conchilega* не отличается отъ указаннаго для прочихъ изслѣдованныхъ мною формъ. Здѣсь и тамъ въ пограничныхъ пластинкахъ встрѣчаются окончатые отверстія, которыя становятся больше и находятся въ значительныхъ количествахъ на границахъ послѣднихъ сомитовъ передней части тѣла (Таб. 7, рис. 86).

Этотъ фактъ даетъ, быть можетъ, указаніе на способъ образованія щелей въ диссепиментахъ, которыя у *O. conchilega* присутствуютъ начиная съ 14-го сомита, т. е. во всѣхъ сомитахъ средней части тѣла (Таб. 7, рис. 88; Таб. 8, рис. 92). Здѣсь получается на границѣ двухъ сосѣднихъ сомитовъ пространство—какъ-бы одна поперечная плоскость—почти совершенно несодержащее никакихъ пограничныхъ образованій и отдѣляющее такимъ образомъ указанные образованія въ продольной мускулатурѣ одного сомита отъ таковыхъ другого. На продольныхъ разрѣзахъ въ этомъ мѣстѣ оказывается свѣтлая линія, проходящая прямо или нѣсколько изогнутая, или даже зигзагообразная. Такой видъ сѣченія межсомитнаго пространства продольной мускулатуры можетъ быть въ известной степени обусловленъ сокращеньемъ отдѣльныхъ мышечныхъ пучковъ послѣдней. Сходная картина имѣется и у другихъ изслѣдованныхъ Eupicidae, но тамъ приходится говорить о диссепиментальной щели вслѣдствіе значительной редукціи пограничныхъ образованій продольной мускулатуры по длинѣ сомита. У *O. conchilega* это собственно не щель въ диссепиментахъ, а щель между пограничными образованіями двухъ сосѣднихъ сомитовъ.

По направленію къ заднему концу тѣла пограничныя образованія продольной мускулатуры представляются слабѣе развитыми (Таб. 7, рис. 85), чѣмъ это было описано для сомитовъ передней части тѣла, и хотя сами мышечныя ленты становятся менѣе значительными, ихъ мышечныя пучки постепенно дѣлаются болѣе толстыми, заключая въ себѣ большее ко-



личество волоконъ. Число мышечныхъ пучковъ въ заднихъ изъ изслѣдованныхъ мною сомитовъ во много разъ меньше, чѣмъ въ передней части тѣла и абсолютно невелико. Однако редукціи подвергаются лишь тѣ части пограничныхъ пластинокъ, которыя располагаются на нѣкоторомъ, правда очень небольшомъ, разстояніи отъ диссепиментальной щели. Поперечный разрѣзъ продольной мышечной ленты возлѣ этой послѣдней представляетъ узкопетлистую сѣть пограничныхъ пластинокъ, вслѣдствіе чего число отдѣльныхъ мышечныхъ пучковъ является очень значительнымъ, но каждый пучекъ содержитъ всего два, три или немного болѣе мышечныхъ волоконъ. Всего на протяженіи нѣсколькихъ микроновъ происходитъ редукція большей части петель указанной сѣти, при чемъ процессъ все-же протекаетъ постепенно, такъ что, въ концѣ концовъ, пограничныя пластинки продольной мускулатуры частью проходятъ на всемъ протяженіи сомита, частью редуцированы до узкихъ пластинокъ возлѣ диссепимента, частью сведены на пограничныя волокна разной толщины непосредственно у диссепиментальной щели. Въ результатѣ такихъ отношеній въ среднихъ сомитахъ тѣла *O. conchilega* получаютъ собственно диссепиментальныя образованія продольныхъ мышцъ, отъ которыхъ одинъ шагъ до описаннаго у *E. norvegica* и прочихъ изслѣдованныхъ формъ.

Здѣсь и тамъ у *O. conchilega* можно наблюдать пограничныя волокна, которыя проходятъ черезъ диссепиментальную щель отъ описанной пограничной сѣти одного сомита къ такой-же сѣти сосѣдняго сомита.

Непрерывныя пограничныя перепонки диссепиментовъ цѣлома весьма слабо обнаруживаютъ свои близкія отношенія къ диссепиментальнымъ участкамъ пограничныхъ образованій въ продольныхъ мышцахъ. Ввиду отсутствія диссепиментальныхъ дифференцировокъ этихъ послѣднихъ въ сомитахъ передней части тѣла (Таб. 7, рис. 87, 86), здѣсь объ этихъ отношеніяхъ говорить не приходится; въ средней же части тѣла пограничныя перепонки диссепиментовъ бываютъ обыкновенно болѣе или менѣе смѣщены впередъ (Таб. 7, рис. 88) и всего болѣе соотвѣтствуютъ границамъ сомитовъ съ боковъ, гдѣ продольныя мышцы уже отсутствуютъ (Таб. 8, рис. 94, 95). Здѣсь пограничная перепонка диссепимента отходитъ отъ субэпителиальной почти совсѣмъ точно по меж-

сомитной кольцевой бороздкѣ, только лишь на мѣстахъ прикрѣпленія діагональныхъ мышечныхъ пучковъ подвергаясь небольшому смѣщенію.

Это происходитъ нѣсколько выше и нѣсколько ниже боковой линіи тѣла. Другіе концы діагональныхъ мышечныхъ пучковъ прикрѣпляются въ слой кольцевой мускулатуры у боковыхъ краевъ продольныхъ мышечныхъ лентъ (Таб. 8, рис. 89). Они проникаютъ между слоями кольцевыхъ и продольныхъ мышцъ на довольно короткое разстояніе и на продольныхъ разрѣзахъ производятъ впечатлѣніе, будто кольцевые мышечные пучки располагаются въ два или даже три слоя, такъ какъ конецъ cadaго діагональнаго пучка имѣетъ подобно кольцевымъ мышцамъ особую оболочку изъ пограничныхъ образований. Последняя однако едва ли является самостоятельной, а образована главнымъ образомъ пограничными пластинками кольцевыхъ мышечныхъ пучковъ и частью субмускулярной перепонкой. Діагональныя мышцы быстро утончаются и заканчиваются, соотвѣтственно съ этимъ быстро исчезаютъ и ихъ оболочки, какъ таковыя. Однако проксимально описываемые мышечные пучки бываютъ на бѣльшемъ или мѣньшемъ протяженіи ихъ хода въ целомѣ снабжены оболочками изъ пограничныхъ перепонокъ, представляющими непосредственное продолженіе подобныхъ оболочекъ слоя кольцевыхъ мышцъ—этотъ фактъ, быть можетъ, указываетъ до нѣкоторой степени вообще на самостоятельность оболочекъ діагональныхъ мышцъ, а въ частности на самостоятельность этихъ образований на дистальныхъ концахъ.

Совершенно одинаковыя отношенія представляютъ концы параподіальныхъ мышцъ, проникающіе въ слой кольцевой мускулатуры (Таб. 7, рис. 83; Таб. 8, рис. 89). Это было выше отмѣчено мною для *E. norvegica*. На концахъ другихъ пучковъ параподіальныхъ мышцъ, прикрѣпляющихся въ дистальному отдѣлу щетинковаго мѣшка имѣются или сходныя съ описанными оболочки изъ пограничныхъ образований или разные переходы (Таб. 7, рис. 81) къ типичному для прочихъ изслѣдованныхъ мною формъ аппарату прикрѣпленія, состоящему изъ почти совершенно изолированныхъ другъ отъ друга пограничныхъ волоконъ. На проксимальномъ отдѣлѣ щетинковыхъ мѣшковъ наблюдается лишь послѣдній способъ прикрѣпленія мышцъ (Таб. 7, рис. 81).

Пучки косыхъ мышцъ, которые съ одной стороны прикрѣпляются у брюшной цѣпочки (Таб. 7, рис. 84), съ другой (Таб. 8, рис. 89) близь границъ сомита въ базальной части параподія, латерально и нѣсколько дорзально, бывають со всѣхъ сторонъ на всемъ своемъ протяженіи покрыты оболочками (Таб. 7, рис. 84; Таб. 8, рис. 90). Эти послѣднія представляютъ непрерывныя, тонкія пограничныя перепонки съ хорошо выраженной волокнистостью въ кольцевомъ направленіи. Такіе-же мышечные пучки проходятъ у параподія возлѣ выводного протока нефридія (Таб. 7, рис. 80). Весьма вѣроятно, что путемъ редукціи пограничныхъ перепонокъ въ той или иной степени изъ оболочекъ, развитыхъ какъ въ двухъ послѣднихъ категоріяхъ мышечныхъ пучковъ, получились состоянія оболочекъ, описанныя для діагональныхъ и параподіальныхъ мышцъ.

На брюшной цѣпочкѣ *O. conchilega* въ противоположность прочимъ изслѣдованнымъ Eunicidae не прикрѣпляется никакихъ мышцъ. Подходящіе сюда мышечные пучки проходятъ по всей длинѣ сомита между брюшной цѣпочкой и продольными мышечными лентами въ кольцевой мускулатурѣ (Таб. 7, рис. 84). Изъ этихъ пучковъ (Таб. 8, рис. 92) располагающіеся между среднимъ, сензитивнымъ нервомъ сомита и заднимъ моторнымъ кольцевымъ нервомъ стоятъ въ ближайшихъ отношеніяхъ къ соотвѣтствующимъ диссепиментамъ. Два пучка, находящіеся между передней границей сомита и переднимъ моторнымъ кольцевымъ нервомъ, идутъ къ средней кишкѣ. Прочіе пучки относятся къ косымъ мышцамъ—изъ нихъ одинъ проходитъ передъ переднимъ моторнымъ кольцевымъ нервомъ, другой болѣе значительный передъ среднимъ, сензитивнымъ нервомъ, третій подобный предыдущему идетъ вмѣстѣ съ относящимися къ диссепименту, и, наконецъ, четвертый небольшой мышечный пучекъ находится у задней границы сомита.

Изъ перечисленныхъ мышцъ косыя достигаютъ почти до медіанной линіи подъ брюшной цѣпочкой, прочія прикрѣпляются ближе къ продольной мускулатурѣ. Всѣ эти мышечные пучки покрыты оболочками изъ пограничныхъ пластинокъ, которыя затѣмъ переходятъ въ пограничныя образованія кольцевыхъ мышцъ или въ субэпителиальную перепонку, въ то время какъ сами мышечные пучки заканчива-

ются, вклиниваясь между кольцевыми мышцами (Таб. 7, рис. 84; Таб. 8, рис. 93). При прохождении описываемых мышечных пучков у брюшной цѣпочки иногда отъ пограничной перепонки этой послѣдней отходятъ пограничныя волокна между мышечныхъ волоконъ, обыкновенно, на короткое лишь разстояніе.

Въ передней части тѣла совершенно своеобразныя отношенія къ брюшной цѣпочкѣ представляетъ пучокъ косыхъ мышцъ, проходящій въ каждомъ сомитѣ у задней его границы, а именно: конецъ этого пучка идетъ не подъ брюшную цѣпочку, а проходитъ непосредственно надъ ея проксимальной поверхностью, соединяясь въ одинъ тяжъ съ соответственнымъ образованіемъ другой стороны. Изъ прочихъ изслѣдованныхъ мною *Eunicidae* такіе мышечные пучки я наблюдалъ у *E. siciliensis* въ переднихъ сомитахъ. С. Тимофеевъ (1910) подобныя отношенія указываетъ для *Hyalinocisia tubicola* (по Spengel'ю) и для *Lumbriconereis*. Пограничныя образованія, свойственныя только этимъ мышцамъ *O. conchilega*—это двѣ септы, располагающіяся продольно надъ соответственными боковыми частями брюшной цѣпочки. Онѣ пронизываются мышечными волокнами, такъ что около каждаго изъ этихъ послѣднихъ на мѣстѣ септы получается короткое влагалище изъ пограничной пластинки. У *E. siciliensis* напротивъ имѣется лишь одна такая септа, представляющая только участокъ пограничной перепонки брюшного мезентерія.

Два отмѣченные выше мышечные пучка, которые направляются къ кишечнику (Таб. 8, рис. 93), уже у брюшной цѣпочки теряютъ свои оболочки изъ пограничныхъ перепонокъ и идутъ далѣе какъ кольцевыя мышцы кишки, не вступая въ какія-либо отношенія съ пограничными образованіями. Ихъ слѣдуетъ, вѣроятно, гомологизировать съ кольцевыми мышцами кишечника, которыя были описаны выше у *E. norvegica*.

Сходныя отношенія представляютъ также пучки диссепиментальныхъ мышцъ, которые идутъ у самого кишечника или у примыкающей части диссепиментальной пограничной перепонки. Они сохраняютъ свои оболочки изъ пограничныхъ пластинокъ до уровня кишки, дальше-же, проходя непосред-

ственно спереди отъ перепонки диссепимента, не обнаруживаютъ какой либо связи съ пограничными образованиями.

Диссепименты у *O. conchilega* всего болѣе смѣщены впередъ у брюшной цѣпочки и достигаютъ здѣсь почти до средняго, сензитивнаго нерва предшествующаго сомита. Диссепиментальная пограничная перепонка благодаря этому можетъ образовать заднюю стѣнку оболочекъ выше указанныхъ диссепиментальныхъ мышечныхъ пучковъ, и эту же роль играетъ она далѣе латерально.

Въ каждой брюшной продольной мышечной лентѣ на пространствѣ между среднимъ, сензитивнымъ нервомъ сомита и заднимъ моторнымъ кольцевымъ располагается по пяти, приблизительно, мышечныхъ пучковъ, идущихъ въ дорзовентральномъ направленіи и имѣющихъ вѣрообразную форму (Таб. 8, рис. 90). Последняя обусловлена тѣмъ, что мышечныя волокна къ периферіи всѣ располагаются въ данномъ пучкѣ одно за другимъ въ одинъ рядъ, соотвѣтственно ходу волоконъ продольной мускулатуры, тогда какъ у проксимальной поверхности вентральной ленты (Таб. 7, рис. 86) они образуютъ пучекъ въ поперечникѣ овальный или круглый. Эти мышечные пучки (ср. Таб. 8, рис. 91) проникаютъ между волоконъ продольной мускулатуры заключенными въ непрерывную оболочку, образованную пограничной перепонкой. Оболочка эта бываетъ хорошо развита и стоитъ въ непосредственной связи съ пограничными образованиями продольной мускулатуры, периферически-же съ субмускулярной перепонкой и пограничными пластинками кольцевыхъ мышцъ, такъ какъ концы описываемыхъ пучковъ достигаютъ до слоя этихъ послѣднихъ. Конечно, соотвѣтственно формѣ мышечнаго пучка и его оболочка является вѣрообразной формы.

При вступленіи въ целомъ описываемые мышечные пучки снова быстро становятся лентовидными въ поперечномъ сѣченіи (Таб. 8, рис. 94, 95), причемъ длинная ось послѣдняго соотвѣтствуетъ поперечному разрѣзу тѣла. Пограничная перепонка диссепимента образуетъ, какъ было выше отмѣчено, заднюю стѣнку оболочекъ этихъ дорзо-вентрально идущихъ пучковъ, и только на короткомъ разстояніи возлѣ поверхности центральныхъ мышечныхъ продольныхъ лентъ настоящая природа этой пограничной пластинки, какъ диссепиментальной ясно видна, такъ какъ здѣсь промежутки между отдѣльными

мышечными пучками хорошо еще выражены. Далѣе эти промежутки почти совершенно сглаживаются вслѣдствіе болѣе удлиненной формы мышечныхъ пучковъ, и диссепиментальная перепонка буквально является лишь задней стѣнкой оболочекъ этихъ послѣднихъ (Таб. 8, рис. 94, 95). Спереди и сбоковъ они непрерывно покрыты также пограничной перепонкой, нѣсколько лишь слабѣе развитой, чѣмъ диссепиментальная. Такимъ образомъ получаются непрерывныя оболочки изъ пограничныхъ образований вокругъ дорзо-вентральныхъ мышечныхъ пучковъ, которыя покрываютъ послѣдніе по всему ихъ ходу. Отдѣльныя пограничныя волокна проникаютъ мѣстами между мышечныхъ волоконъ пучковъ, отходя отъ ихъ оболочекъ.

Дорзально повторяются отношенія описанныя сейчасъ для брюшной стороны (Таб. 8, рис. 91). Латерально, у боковой поверхности продольныхъ мышечныхъ лентъ перепонка диссепимента круто поворачиваетъ назадъ, т. е. къ границѣ соответствующаго сомита.

Нефридіи, какъ всегда, стоятъ въ ближайшихъ отношеніяхъ къ диссепиментамъ, а именно: пограничная перепонка послѣднихъ заключаетъ эти органы. Широкій нефридіальный мѣшокъ (Таб. 8, рис. 95), стѣнка котораго снабжена многочисленными хорошо выраженными складками, бываетъ со всѣхъ сторонъ покрытъ сплошными пограничными пластинками, получающимися въ результатъ расщепленія на двѣ одной пограничной перепонки диссепимента. Пограничныя пластинки слѣдуютъ за указанными складками нефридіальнаго мѣшка; въ стѣнки этихъ складокъ входятъ также пучки дорзо-вентральныхъ мышцъ, которые оказываются расположенными на соответствующемъ нефридію участкѣ диссепимента. Пучки эти, проникая въ щель пограничной перепонки, содержащую нефридіальный мѣшокъ, какъ-бы сразу лишаются своихъ собственныхъ пограничныхъ оболочекъ и проходятъ здѣсь въ базальной части эпителія, выстилающаго изнутри описываемый отдѣлъ нефридія, прилегая къ его пограничной оболочкѣ. Этотъ фактъ говоритъ, повидимому, за то, что указанные дорзо-вентральныя мышцы залегаютъ собственно въ щеляхъ диссепиментальной пограничной перепонки, которая при этомъ играетъ роль ихъ оболочекъ.

Полость нефридіальнаго мѣшка широкимъ нефростомомъ открывается въ целомъ, для чего въ передней пограничной



перепонкѣ его оболочки имѣется значительныхъ размѣровъ отверстіе. Губы нефростома располагаются уже на этой перепонкѣ со стороны целома (Таб. 8, рис. 94). Дистально объемистый нефридіальный мѣшокъ переходитъ въ довольно узкій нефридіальный каналъ, проходящій внутри диссепиментальной пограничной перепонки въ ея боковомъ отдѣлѣ. У брюшной продольной мышечной ленты нефридій выходитъ изъ области диссепимента, направляется назадъ и вентрально и открывается наружу у задней стѣнки параподія. На всемъ этомъ пути онъ постоянно покрытъ оболочкой изъ пограничной перепонки, которая съ одной стороны непосредственно переходитъ въ перепонку диссепимента сзади, съ другой соединяется съ субэпителиальной пластинкой. Периферически она продолжается и за эту послѣднюю, сохраняясь на нефридіальномъ протоѣ, когда онъ уже идетъ между элементовъ железистыхъ брюшныхъ щитковъ и заканчиваясь почти у кутикулы покрова, съ которой, какъ всегда, не обнаруживаетъ какой-либо связи.

Вентральный мезентерій (Таб. 7, рис. 85; Таб. 8, рис. 93, 97) въ своихъ пограничныхъ образованіяхъ не представляетъ какихъ-либо особенностей по сравненію съ прочими изслѣдованными мною Eupicidae.

Дорзальный мезентерій (Таб. 8, рис. 100, 101) не включаетъ въ себѣ спинного сосуда на всемъ протяженіи средней части тѣла *O. conchilega*, какъ это бываетъ также у рода Eupice. Онъ образованъ пограничной перепонкой, которая какъ проксимально у кишки, такъ и дистально у кольцевыхъ мышцъ висточкообразно расширяется, расщепляясь на волокна, тяжи или пластинки. Мѣстами пограничная перепонка спинного мезентерія какъ-бы совсѣмъ исчезаетъ, именно тамъ, гдѣ пробѣгаютъ хорошо дифференцированные пучки дорзо-вентральныхъ мышцъ. Это имѣетъ мѣсто, во-первыхъ, непосредственно спереди передъ диссепиментомъ, т. е. въ задней части сомита, во вторыхъ, въ переднемъ отдѣлѣ сомита. Въ послѣднемъ случаѣ, какъ выше было указано, мы имѣемъ дѣло съ кольцевыми мышцами кишки, прочіе относятся къ дорзо-вентральнымъ пучкамъ, проходящимъ у диссепимента ближе къ кишечнику. На уровнѣ послѣдняго всѣ перечисленные мышечные пучки не имѣютъ никакихъ пограничныхъ образованій. Непосредственно у дорзального мезентерія обѣ группы мышцъ оказываются состоящими изъ многихъ мелкихъ

пучковъ, которые отграничены другъ отъ друга хорошо развитыми пограничными пластинками, а снаружи покрыты общей оболочкой изъ пограничной перепонки. Группы мышцъ одной стороны тѣла прилегаютъ при этомъ настолько тѣсно въ соотвѣтствующимъ группамъ другой стороны, что получается только одна удлиненная мышечная лента. Отношенія каждой изъ этихъ послѣднихъ въ мезентеріальной пограничной перепонкѣ даютъ такое впечатлѣніе, что описываемыя мышцы проникаютъ въ нее, дифференцируясь въ то-же время на много мелкихъ пучковъ.

На протяженіи между обѣими указанными группами мышцъ присутствуютъ отдѣльныя мышечныя волокна, которыя проходятъ у пограничной перепонки мезентеріа въ дорзо-вентральномъ направленіи, но не имѣютъ никакихъ пограничныхъ оболочекъ.

Описанныя пограничныя образованія дорзо-вентральныхъ мышцъ такъ же, какъ и дистальное кисточкообразное расширение перепонки мезентеріа тамъ, гдѣ мышцы отсутствуютъ, переходятъ дистально въ субмускулярную пограничную перепонку и пограничныя пластинки слоя кольцевой мускулатуры.

Медіодорзально диссепименты представляютъ нѣкоторую особенность ихъ хода, а именно: почти подойдя къ дорзальному мезентерію, они круто поворачиваютъ впередъ и лишь медленно къ нему приближаются передъ окончательнымъ соединеніемъ съ нимъ. Латерально на получающейся такимъ образомъ медіанной выпукливѣ диссепимента располагаются пучки дорзо-вентральныхъ мышцъ, приближающіеся къ мезентерію благодаря подобному ходу диссепимента. Ихъ оболочки изъ пограничныхъ пластинокъ соединяются съ пограничной перепонкой мезентеріа передъ самымъ ея соединеніемъ съ субмускулярной перепонкой и пограничными образованіями кольцевой мускулатуры.

Всѣ описанныя пограничныя образованія на концахъ дорзо-вентральныхъ мышцъ, мнѣ кажется, слѣдуетъ поставить въ параллель съ выше отмѣченными оболочками на концахъ другихъ мышечныхъ пучковъ, служащими въ качествѣ аппаратовъ для ихъ прикрѣпленія.

Какъ у прочихъ Eunicidae, пограничныя образованія средней кишки *O. conchilega* (Таб. 8, рис. 97) отличаются большой простотой—здѣсь имѣется одна только субэпителиаль-

ная пограничная перепонка, хорошо развитая и стоящая въ непосредственной связи съ перепонками диссепиментовъ и мезентеріевъ. Кромѣ того по нормали въ ней отходятъ двѣ продольныя пограничныя пластинки, располагающіяся въ осевыхъ частяхъ обѣихъ складовъ эпителія, которыя съ той и другой стороны ограничиваютъ брюшную мерцательную борозду средней кишки. Пластинки эти достигаютъ изрѣдка приблизительно половины высоты указанныхъ складовъ, и образованіе ихъ вполне, понятно, обусловлено тѣмъ, что базальные концы эпителиальныхъ клѣтокъ также продѣлываютъ изгибъ, соотвѣтствующій складу. Относительно сосудовъ въ субэпителиальной перепонкѣ кишки рѣчь будетъ дальше.

На границѣ пищевода и средней кишки простая пограничная перепонка послѣдней расщепляется на двѣ, изъ которыхъ внутренняя становится субэпителиальной перепонкой пищевода и по сравненію съ соотвѣтствующимъ образованіемъ средней кишки является болѣе тонкой, мѣстами однако ея волокна бываютъ очень толстыми, и образуемая ими сѣтъ кажется довольно грубой.

Другая, наружная пограничная перепонка представляетъ пограничную перепонку періэзофагеальной септы—такъ буду я называть наружную стѣнку узкой полости, которая со всѣхъ сторонъ окружаетъ пищеводъ на всемъ его протяженіи и, быть можетъ, не сообщается съ целомомъ. Образованіе періэзофагеальной полости дѣлаетъ возможными значительныя движенія пищевода, такъ какъ диссепименты и мезентеріи прикрѣпляются при этомъ уже не на самой стѣнкѣ послѣдняго, а на описываемой періэзофагеальной септѣ.

На мѣстѣ перехода передней кишки въ среднюю кишку просвѣтъ кишечника очень рѣзко и очень сильно суживается, а именно: въ 14-мъ сомитѣ тѣла какъ пищеводъ, такъ и средняя кишка очень быстро становятся уже, такъ что будто бы на этомъ мѣстѣ находится сфинктеръ. Отсюда начинается отщепленіе пограничной перепонки періэзофагеальной септы сразу кольцеобразно. Обѣ пограничныя перепонки сначала стоятъ въ связи другъ съ другомъ посредствомъ многочисленныхъ пограничныхъ тяжей (Таб. 8, рис. 96), далѣе впередъ эти тяжи встрѣчаются гораздо рѣже, но всегда въ періэзофагеальной полости ихъ можно здѣсь и тамъ найти. Этотъ фактъ долженъ, мнѣ кажется, указывать на про-

исхожденіе перізофагеальной полости, какъ щели въ субэпителиальной перепонкѣ передней кишки или, по крайней мѣрѣ, на болѣе близкія отношенія обѣихъ пограничныхъ перепонокъ при ихъ образованіи. Мышечные пучки, которые принадлежатъ стѣнкѣ пищевода и расположены въ перізофагеальной полости, имѣются у *O. conchilega* въ незначительномъ числѣ и не снабжены никакими особыми пограничными образованіями.

Что касается строенія перізофагеальной перепонки, то она является болѣе толстой, чѣмъ субэпителиальная перепонка и содержитъ болѣе толстыя волокна. На ней мѣстами видна хорошо выраженная полосатость (Таб. 8, рис. 98), при чемъ широкія полосы съ болѣе сильно развитыми волокнами чередуются съ такими-же полосами, въ которыхъ пограничная перепонка является нѣжной безъ рѣзкихъ структурныхъ дифференцировокъ. Описанныя полосы идутъ въ продольномъ направленіи, пересѣкаясь тамъ и сямъ пробѣгающими въ кольцевомъ направленіи, при чемъ эти послѣднія всегда являются нѣжными и безъ рѣзкихъ структурныхъ дифференцировокъ. Указанная полосатость зависитъ отъ присутствія въ перізофагеальной пограничной перепонкѣ сплетенія кровеносныхъ сосудовъ, совершенно отсутствующихъ въ субэпителиальной перепонкѣ пищевода. Описанныя свѣтлыя полосы соотвѣтствуютъ кровеноснымъ сосудамъ. Подобныя картины мнѣ приходилось наблюдать главнымъ образомъ на протяженіи нѣсколькихъ заднихъ сомитовъ передней части тѣла.

Я не буду детально описывать весьма сложныя отношенія пограничныхъ перепонокъ, а въ связи съ ними и вообще строеніе глотки и глоточнаго мѣшка, какъ не касался мезентеріевъ, диссепиментовъ и многихъ другихъ образованій самыхъ переднихъ сомитовъ, потому что здѣсь мы имѣемъ дѣло уже съ самыми спеціальными вопросами морфологіи группы *Eunicidae*. Въ общихъ чертахъ однако укажу, что подъ эпителиемъ глотки и глоточнаго мѣшка находится хорошо развитая, мѣстами очень толстая субэпителиальная пограничная перепонка, переходящая спереди непосредственно въ такое-же образованіе покровнаго эпителия. Она стоитъ въ непосредственной связи съ сложной системой пограничныхъ пластинокъ и тяжей, которые располагаются между отдѣльными мышечными пучками или вокругъ этихъ послѣднихъ, идущихъ въ различ-

ныхъ направленіяхъ въ стѣнкѣ описываемыхъ органовъ. Снаружи всё покрыто непрерывной, сильно развитой пограничной перепонкой, которая стоитъ въ связи съ указанными пограничными образованиями мускулатуры глотки и, вѣроятно, гомологична описанной выше перізофагеальной перепонкѣ. Кромѣ того здѣсь присутствуетъ еще сходная пограничная перепонка, которая снаружи покрываетъ весь органъ совершенно свободно, будучи отдѣлена узкой полостью отъ всѣхъ прочихъ образований его стѣнки. Топографическія отношенія этой перепонки и ея происхожденіе я затрагивать не буду, и если въ самыхъ общихъ чертахъ я коснулся все-же пограничныхъ образований передней кишки, то лишь по тому, что у *O. conchilega* имѣются наиболѣе простыя отношенія по сравненію съ прочими Eunicidae. Какъ на исключеніе я долженъ указать на пищеводъ *N. geniculatus*, который былъ описанъ, когда рѣчь шла о пограничныхъ образованияхъ кишечника этой формы, но здѣсь мы имѣемъ дѣло, повидимому, со вторичнымъ упрощеніемъ строенія органа.

Перехожу въ заключеніе описанія пограничныхъ образований *O. conchilega* въ ея кровеносной системѣ.

Не смотря на простоту строенія субэпителиальной перепонки средней кишки, она выглядитъ не такъ просто, потому что въ ней заложена хорошо развитая сѣть кровеносныхъ сосудовъ. Эти послѣдніе (Таб. 8, рис. 97) бываютъ или незначительными или средней величины и, какъ было указано для всѣхъ прочихъ изслѣдованныхъ формъ, представляютъ только щелеобразныя пространства въ пограничной перепонкѣ, не имѣя никакихъ другихъ составныхъ частей въ стѣнкѣ кромѣ этой перепонки. Въ поперечномъ разрѣзѣ сосуды являются или круглыми, или стѣнка ихъ обращенная въ целому кровлеобразна. Сѣть, образуемая ими, состоитъ обыкновенно изъ продолговатыхъ ячей прямоугольной формы. Какъ выше было отмѣчено, въ субэпителиальной пограничной перепонкѣ пищевода кровеносные сосуды отсутствуютъ, но образуютъ хорошо выраженное сплетеніе въ перізофагеальной пограничной пластинкѣ.

Спинной сосудъ *O. conchilega* въ среднихъ сомитахъ тѣла бываетъ двойнымъ (Таб. 8. рис. 101), какъ это описано у *E. porvedica*, и стѣнка сосуда каждой стороны состоитъ только изъ пограничной перепонки съ покрывающимъ её снаружи целотеліемъ. Въ ней хорошо выражена продольная во-

ловнистость. Каждый сосудъ увѣрѣленъ дорзально на кишкѣ, главнымъ образомъ, у угла образуемаго спиннымъ мезентеріемъ и этой послѣдней посредствомъ особой подвѣсочной пластинки<sup>1)</sup>, которая состоитъ изъ пограничной перепонки или ряда слѣдующихъ другъ за другомъ пограничныхъ тяжей и располагающагося снаружи слоя целотелія.

По срединѣ каждаго сомита оба спинныхъ сосуда соединяются (Таб. 8, рис. 100) посредствомъ поперечной анастомозы, которая пронизываетъ спинной мезентерій и имѣетъ то-же строеніе, какъ и самъ дорзальный сосудъ. На этомъ мѣстѣ пограничная перепонка мезентерія стоитъ въ соединеніи съ таковой подвѣски спинного сосуда посредствомъ подвѣсочной перепонки анастомозы.

Приблизительно въ 10-мъ сомитѣ спинные сосуды соединяются другъ съ другомъ, и дальше впередъ существуетъ лишь одинъ заложенный въ спинномъ мезентеріи *vas dorsale* (Таб. 7, рис. 83; Таб. 8, рис. 99). Вмѣстѣ съ тѣмъ измѣняется строеніе стѣнки спинного сосуда — единственная пограничная пластинка, которая образуетъ ее въ среднихъ сомитахъ, расщепляется на двѣ, внѣшнюю и внутреннюю. Въ послѣдней особенно хорошо развиты волокна, пробѣгающія въ продольномъ направленіи. Такимъ образомъ въ переднихъ сомитахъ *O. conchilega* имѣется состояніе спинного сосуда почти вполне сходное съ описаннымъ у *N. geniculatus*, тогда какъ въ сомитахъ средней части тѣла отношенія одинаковы съ описаннымъ для рода *Eunice*.

У вершины мѣюдорзальнаго выступа диссепимента спинной сосудъ соединяется съ комиссуральнымъ соответственной стороны. Соединеніе ихъ и строеніе послѣдняго сосуда не представляютъ чего-либо особеннаго по сравненію съ описаннымъ для прочихъ *Eunicidae*. Подвѣсочная перепонка этого сосуда увѣрѣпляется сначала на очень короткомъ разстояніи на диссепиментѣ, но далѣе переходитъ на проксимальную часть субмускулярной перепонки спинныхъ мышцъ и идетъ такимъ образомъ почти до середины сомита къ соот-

---

<sup>1)</sup> На пространствѣ между подвѣсками праваго и лѣваго сосудовъ въ стѣнкѣ кишки, располагаясь въ эпителии базально, непосредственно подъ субэпителиальной перепонкой, проходитъ широкій продольный нервъ, служащій, вѣроятно, для иннерваціи сосудовъ.



вѣтствующей жабрѣ, въ которую проникаетъ спереди. Пограничная пластинка подвѣсочной перепонки не представляетъ какихъ-либо особенностей, точно также и въ жабрѣ мы находимъ отношенія сходныя съ описанными выше для *E. norvegica*. Разница отъ этой формы лишь въ томъ, что жабры *O. conchilega* невѣтвистыя, соотвѣтственно не вѣтвится и жаберный сосудъ. Брюшная часть комиссурального сосуда на короткой подвѣсочной перепонкѣ идетъ отъ жабры по стѣнкѣ пароподія (Таб. 8, рис. 103), далѣе надъ каналомъ нефридія и наконецъ у задней поверхности диссепимента (Таб. 8, рис. 95), въ который вступаетъ нефридіальный каналъ. Пограничная пластинка подвѣски на всемъ протяженіи брюшного участка комиссурального сосуда стоитъ, конечно, въ непосредственной связи съ пограничными образованіями указанныхъ органовъ—съ субэпителиальной перепонкой покрова, съ пограничной пластинкой, покрывающей нефридій, и съ пограничной перепонкой диссепимента. Строевіе подвѣски и стѣнки сосуда типично.

Отъ части комиссурального сосуда, расположенной главнымъ образомъ надъ нефридіемъ, отходятъ различной длины слѣпо заканчивающіеся сосуды, на которыхъ развиваются половые продукты. На этихъ сосудахъ мѣстами мнѣ приходилось наблюдать болѣе или менѣе значительные, суженные участки, благодаря чему сосудъ какъ-бы превращается въ рядъ неправильныхъ пузыреобразныхъ вздутій (Таб. 8, рис. 103). На суженныхъ мѣстахъ пограничная перепонка стѣнки сосуда безструктурна и утолщена, кромѣ того на ней видны перехваты, расположенные по спирали, образованіе которыхъ можетъ быть объяснено лишь присутствіемъ спирально охватывающихъ сосудъ волоконъ на подобіе описанныхъ у *N. geniculatus* целотеліальныхъ волоконъ. Констатировать ихъ у *O. conchilega* мнѣ однако не удалось.

Брюшной сосудъ (Таб. 7, рис. 85; Таб. 8, рис. 93, 97) и ампулы на сосудахъ, соединяющихъ его съ вѣтечнымъ сплетеніемъ (Таб. 8, рис. 102), развиты типично для *Eunicidae*.

Заканчивая это краткое описаніе кровеносной системы *O. conchilega*, я долженъ обратить вниманіе на ея относительную простоту и примитивность по сравненію съ прочими из-

слѣдованными Eunicidae, что выражается въ малой степени дифференцировки системы коммиссуральныхъ сосудовъ и главнымъ образомъ въ полномъ отсутствіи сосудовъ въ брюшной цѣпочкѣ и кожно-мышечномъ мѣшкѣ (за исключеніемъ, конечно, жабръ). Видѣть въ этой примитивности явленіе редуціоннаго характера мы не имѣемъ рѣшительно никакихъ основаній.

---

Сопоставимъ и резюмируемъ теперь все сказанное выше относительно пограничныхъ образованій Eunicidae.

Въ качествѣ непремѣнной составной части въ тѣлѣ Eunicidae существуетъ система стоящихъ другъ съ другомъ въ связи перепонокъ, пластинокъ, тяжей и волоконъ—пограничныя образованія, которыя не носятъ клѣточного характера и не содержатъ въ себѣ клѣтокъ у взрослого животнаго. Почти всегда въ этихъ образованіяхъ наблюдаются болѣе или менѣе хорошо выраженные волокнистыя структуры.

Какъ подъ покровнымъ эпителиемъ, такъ и подъ эпителиемъ кишечника располагается непрерывная пограничная перепонка—субэпителиальная перепонка. Производными ея являются пограничныя пластинки, которыя покрываютъ железистыя образованія покрова, щетинковые мѣшки, брюшную цѣпочку и отчасти нефридіи. Строеніе субэпителиальной перепонки покрова очень сходно у всѣхъ изслѣдованныхъ мною представителей Eunicidae. То же можно сказать и относительно субэпителиальной перепонки кишки, но какъ общее правило ея структура нѣсколько грубѣе, чѣмъ у первой. У рта и анальнаго отверстія обѣ указанныя перепонки переходятъ другъ въ друга.

Только у *N. geniculatus* на пищеводѣ имѣется одна пограничная перепонка—субэпителиальная; у прочихъ на передней кишкѣ бываетъ уже двѣ перепонки, которыя мною изслѣдованы подробно только у *O. conchilega*. Изъ нихъ внутренняя—субэпителиальная непосредственно соединяется съ наружной—перізофагеальной на мѣстѣ перехода передней кишки въ среднюю, а далѣе впередъ обѣ стоятъ въ связи другъ съ другомъ посредствомъ пограничныхъ тяжей. Полость между означенными перепонками заполняется и пронизываетъ

ся мышечными пучками, ходъ которыхъ очень разнообразенъ на глоточномъ отдѣлѣ. Періэзофагеальная перепонка у *N. geniculatus*, повидимому, подверглась редукціи.

Самостоятельная пограничная перепонка покрываетъ продольныя мышечныя ленты—субмускулярная перепонка. Она непосредственно соединяется съ субэпителиальной пластинкой покрова только на короткомъ протяженіи кольцевыхъ межсомитныхъ бороздокъ и по ходу обоихъ моторныхъ кольцевыхъ нервовъ сомита. Ея развитіе стоитъ въ связи съ общимъ состояніемъ пограничныхъ образований данной формы.

Наибольшее развитіе ихъ представляетъ *O. conchilega*, у которой продольныя мышечныя ленты посредствомъ пограничныхъ перепонокъ подраздѣляются на большее или меньшее количество незначительныхъ мышечныхъ пучковъ; каудально число такихъ перегородокъ уменьшается и соотвѣтственно мышечные пучки становятся болѣе толстыми. У *E. norvegica* имѣются лишь перегородки, располагающіяся по нормали къ дистальному участку субмускулярной перепонки. Онѣ развиты ввидѣ продольно проходящихъ септъ, которыя только у диссепиментовъ бываютъ болѣе высокими, достигая даже отъ дистальной части указанной перепонки до проксимальной, въ срединѣ-же сомита могутъ совершенно почти редуцироваться. У *E. siciliensis* и *N. geniculatus* на мѣстѣ такихъ септъ оказываются лишь непостоянные ряды сравнительно слабо развитыхъ пограничныхъ волоконъ. Редукція пограничныхъ образований достигаетъ своего максимума у *N. geniculatus*, гдѣ субмускулярная перепонка на проксимальной поверхности продольныхъ мышечныхъ лентъ вентрально отчасти не развивается, а дорзально даже совершенно отсутствуетъ. Какъ специальное опорное приспособленіе у этой формы слѣдуетъ отмѣтить образованіе въ субмускулярной перепонкѣ значительныхъ продольныхъ пограничныхъ тяжей справа и слѣва у брюшной цѣпочки.

Между субэпителиальной перепонкой покрова и субмускулярной пластинкой располагается слой кольцевыхъ мышцъ, который содержитъ пограничныя перепонки, пластинки и тяжи. Всего проще эти образованія развиты у *O. conchilega*, гдѣ мышечныя кольцевыя волокна разбиваются идущими въ томъ-же направленіи пограничными пластинками на отдѣльные пучки. Эти послѣдніе вполне сохраняются по ходу коль-

цевыхъ мышцъ внѣ слоя продольной мускулатуры, такъ какъ на этомъ протяженіи особая пограничная перепонка покрываетъ ихъ проксимально. Подобныя отношенія имѣютъ мѣсто также у *E. norvegica*, но здѣсь въ слой кольцевыхъ мышцъ проникаютъ выросты целома, имѣющіе непрерывную оболочку изъ пограничныхъ образований кольцевой мускулатуры и субмускулярной перепонки. *E. siciliensis* представляетъ болѣе сильное развитіе этихъ выростовъ целома, тогда какъ кольцевыя мышцы развиты слабѣе. Отдѣльные ихъ пучки располагаются болѣе изолированно или на нѣкоторомъ разстояніи одинъ отъ другого, но каждый въ полной пограничной оболочкѣ, дистальная часть которой образована субэпителиальной перепонкой. Послѣдній шагъ въ развитіи целома кольцевой мускулатуры представляетъ *N. geniculatus*, гдѣ кольцевыя мышечныя пучки совершенно лишены оболочекъ изъ пограничныхъ образований и совершенно свободно пробѣгаютъ въ выростахъ целома, занимающихъ сплошь все пространство слоя кольцевыхъ мышцъ. Субэпителиальная перепонка съ одной стороны и субмускулярная съ другой ограничиваютъ целомическіе выросты, въ которыхъ лишь мѣстами видны остатки пограничныхъ оболочекъ кольцевыхъ мышечныхъ пучковъ ввидѣ пластинокъ и тяжей.

Діагональныя мышечныя пучки проходятъ въ означенныхъ целомическихъ выростахъ дистально отъ продольной мускулатуры у *N. geniculatus* и *E. siciliensis* и бываютъ совершенно лишены какихъ-либо пограничныхъ образований.

Своеобразныя отношенія имѣются у *E. siciliensis*, у которой покрытые субэпителиальной перепонкой выросты целома изъ слоя кольцевыхъ мышцъ проникаютъ ввидѣ каналовъ въ покровный эпителий и образуютъ здѣсь родъ сѣти подъ кутикулой, при чемъ каналы дорзальной половины тѣла не стоятъ въ связи съ вентрально расположенными, такъ же совершенно независимы эти образованія и въ двухъ сосѣднихъ сомитахъ.

Подобныя целомическіе каналы, отходящіе отъ центрального целома, имѣются въ брюшной цѣпочкѣ *E. siciliensis* и *E. norvegica*, представляя у первой изъ нихъ систему каналовъ, совершенно обособленную отъ вентральныхъ каналовъ покровнаго эпителия.

Какъ примитивную стадію развитія подобныхъ целомическихъ каналовъ можно разсматривать полые выросты суб-

эпителиальной пограничной перепонки въ железистые комплексы у брюшныхъ боковыхъ щитковъ *O. conchilega*.

Въ качествѣ главной составной части мезентеріевъ у Eunicidae является пограничная пластинка, которая соединяетъ субэпителиальную перепонку кишечника съ субмускулярной медіодорзально и съ субэпителиальной брюшной цѣпочки медіовентрально.

Такія-же хорошо развитыя пограничныя перепонки находятся въ диссепиментахъ и стоятъ въ связи съ одной стороны съ субэпителиальной перепонкой кишки и пограничными пластинками мезентеріевъ, съ другой стороны съ субмускулярной перепонкой и съ субэпителиальной покрова. Въ щелеобразной полости диссепиментальной пограничной пластинки заключенъ бываетъ нефридій, воронка котораго открывается въ целомъ черезъ отверстіе, находящееся въ передней стѣнкѣ означенной щелеобразной полости. Дистальная часть нефридіального канала выходитъ изъ диссепиментальной пограничной перепонки, направляясь латеровентрально въ целомѣ къ покровному эпителию, но все время она бываетъ покрыта непрерывной пограничной оболочкой, переходящей проксимально въ пограничную перепонку диссепимента, дистально въ субэпителиальную пластинку покрова.

Только въ переднихъ сомитахъ у *O. conchilega* не замѣтно никакого вліянія диссепиментовъ на пограничныя образованія продольной мускулатуры. Въ сомитахъ средней части тѣла у той-же формы постоянно наблюдаются на границѣ между двумя сосѣдними сомитами промежутки, представляющіеся на продольныхъ разрѣзахъ въ видѣ узкой щели и отдѣляющіе пограничныя образованія продольныхъ мышцъ одного сомита отъ соотвѣтствующихъ образованій другого. Съ каждой стороны отъ такой щели эти образованія особенно сильно развиты, образуя узкопетлистую сѣть—въ результатѣ получается особаго рода метамерія продольныхъ мышцъ. Подобныя отношенія у *E. norvegica* выражены сильнѣе, такъ какъ на протяженіи сомита пограничныя пластинки развиты слабо, у границы-же оказываются образованными сходно съ *O. conchilega*. Въ переднихъ сомитахъ *E. norvegica* щели въ пограничныхъ образованіяхъ не бываетъ, но развитіе ихъ на протяженіи сомита и на границѣ въ общемъ таково-же, какъ въ средней части тѣла, почему эта граница

рѣзко выдѣляется. Высшей степени метамерное расположеніе пограничныхъ образованій въ продольной мускулатурѣ достигаетъ у *E. siciliensis* и *N. geniculatus*, гдѣ они на протяженіи сомита почти отсутствуютъ, на границѣ же развиты ввидѣ различной ширины пластинокъ и тяжей, образующихъ на опредѣленныхъ участкахъ тѣла сѣти, какъ у *O. conchilega* или *E. norvegica*. Въ среднихъ сомитахъ всегда присутствуютъ при этомъ диссепиментальныя щели.

Связь между диссепиментальными перепонками и метамернымъ развитіемъ пограничныхъ образованій въ продольной мускулатурѣ хорошо видна у *N. geniculatus*, тогда какъ у прочихъ формъ диссепименты по сравненію съ границами сомитовъ въ продольной мускулатурѣ смѣщены нѣсколько впередъ.

Подъ висцеральнымъ целотеліемъ средней кишки у Eupisidae не бываетъ пограничной перепонки, также и мускулатура кишки ихъ лишена.

Изъ мышечныхъ пучковъ, проходящихъ въ целомѣ, у *O. conchilega* косые, нѣкоторые изъ діагональныхъ и латерально расположенные дорзовентральные пучки диссепимента бывають со всѣхъ сторонъ покрыты оболочками изъ пограничныхъ образованій; прочіе диссепиментальные и діагональные пучки, кольцевые кишечника и отчасти параподіальные имѣють такія оболочки только на своихъ концевыхъ частяхъ, что мѣстами встрѣчается на подобныхъ мышцахъ также *E. norvegica*. На нѣкоторыхъ изъ параподіальныхъ мышечныхъ пучковъ *O. conchilega*, на большинствѣ перечисленныхъ мышцъ *E. norvegica* и на всѣхъ мышечныхъ пучкахъ у прочихъ изслѣдованныхъ Eupisidae не имѣется такихъ концевыхъ оболочекъ изъ пограничныхъ образованій, но концы эти, никогда не проникая черезъ субэпителиальную перепонку покрова, оказываются опутанными большимъ или меньшимъ количествомъ пограничныхъ волоконъ. Послѣднія отходятъ отъ пограничной перепонки, къ которой мышечный пучекъ прикрѣпляется, и идутъ обыкновенно на очень короткое разстояніе.

Между базальными частями клѣтокъ покровнаго эпителія встрѣчаются мѣстами пограничныя волокна, отходящія отъ субэпителиальной перепонки, именно тамъ, гдѣ, какъ напр. въ пунктахъ прикрѣпленія мышцъ или диссепиментовъ, дол-



жно имѣть мѣсто особенное растягиванье, и гдѣ въ самихъ клѣткахъ эпителія ввидахъ противодѣйствія этому растягиванью развиваются опорныя волокна.

Внѣ всякой связи съ пограничными образованіями стоятъ у Eunicidae целотеліальная соединительная ткань и ея волокна. Клѣтки этой ткани всегда ясно различимы, волокна заключены въ нихъ и бываютъ различно развиты. У *O. conchilega* мнѣ ихъ констатировать не приходилось; у *E. norvegica* въ целотеліальныхъ элементахъ масса очень маленькихъ включеній, напоминающихъ небольшихъ бактерій; у *E. siciliensis* мѣстами въ клѣткахъ видны настоящія волоконца небольшихъ размѣровъ; у *N. geniculatus* въ целотеліальной ткани целома кольцевой мускулатуры, на кишкѣ, на кровеносныхъ сосудахъ имѣются хорошо развитыя волоконца.

Целотеліальные элементы съ указанными включеніями у *E. norvegica* образуютъ стѣнки своеобразныхъ, напоминающихъ щели, полостей въ продольной мускулатурѣ.

Развитіе пограничныхъ образованій опредѣляетъ у Eunicidae отношенія кровеносной системы, такъ какъ сосуды являются лишь щелеобразными полостями въ этихъ образованіяхъ, конечно, совершенно постоянными въ своихъ главныхъ путяхъ. Кромѣ типичной пограничной перепонки сосуды не имѣютъ другихъ постоянныхъ составныхъ частей въ своихъ стѣнкахъ, и такъ какъ пограничныя перепонки, можно сказать, любого органа могутъ заключать въ себѣ полости сосудовъ, то для кровеноснаго сосуда характернымъ является не стѣнка, а собственно полость и, быть можетъ, заключающаяся въ ней жидкость. Сократительные отдѣлы сосудовъ имѣютъ въ своихъ стѣнкахъ мышечныя волокна целотеліальнаго происхожденія, располагающіяся снаружи на внутренней пограничной перепонкѣ сосуда. Въ клѣткахъ целотелія, покрывающаго сосуда, обыкновенно непосредственно прилегая къ пограничной перепонкѣ, располагаются целотеліальныя волокна у тѣхъ видовъ, гдѣ они встрѣчаются, т. е. у *N. geniculatus*, при чемъ развиты они на лишенныхъ мускулатуры отдѣлахъ кровеносной системы.

Сложная стѣть кровеносныхъ сосудовъ въ субэпителіальной перепонкѣ средней кишки представляетъ проксимальный отдѣлъ описываемой системы Eunicidae. Она располагается,

слѣдовательно, непосредственно подъ энтодермальнымъ эпителиемъ и проксимально отъ мышцъ кишечника.

Въ стѣнкѣ пищевода кровеносные сосуды также образуютъ значительную сѣть, которая у *N. geniculatus* находится главнымъ образомъ въ субэпителиальной перепонкѣ, у прочихъ формъ въ періэзофагеальной, при чемъ у *E. norvegica* небольшое число сосудовъ располагается еще и въ субэпителиальной пластинкѣ. Характерно для *N. geniculatus* развитіе слѣпыхъ сосудовъ, отходящихъ отъ субэпителиальнаго сплетенія въ самый эпителий пищевода.

Въ пограничной перепонкѣ вентрального мезентерія проходитъ брюшной сосудъ, который въ препигидіальныхъ сомитахъ у *E. norvegica* находится уже въ субэпителиальной перепонкѣ кишки ввидѣ лишь нѣсколько дифференцированнаго сосуда изъ сплетенія кишечника.

У *O. conchilega* бываетъ въ сомитахъ средней части тѣла два спинныхъ сосуда, изъ которыхъ каждый подвѣшенъ на особой перепонкѣ въ медіодорзальной части кишки. Подвѣсочная перепонка, какъ и во всѣхъ другихъ случаяхъ, образована пограничной пластинкой и прикрывающими ее двумя слоями целотелія. При вступленіи въ переднюю часть тѣла оба спинныхъ сосуда соединяются въ одинъ, и далѣе присутствуетъ лишь одинъ сосудъ, заложенный въ пограничной перепонкѣ дорзального мезентерія, при чемъ характерно расщепленіе пограничной пластинки сосуда на двѣ совершенно самостоятельныхъ перепонки. У *E. norvegica* два обычно построенныхъ спинныхъ сосуда проходятъ по всей длинѣ тѣла, при чемъ въ препигидіальныхъ сомитахъ они располагаются въ субэпителиальной перепонкѣ кишки какъ два болѣе рѣзко выраженныхъ сосуда ея сплетенія. У *E. siciliensis* сохраняется лишь одинъ дорзальный сосудъ, тогда какъ соотвѣтствующее образованіе другой стороны тѣла подвергается полной редуціи. У *N. geniculatus* напротивъ бываетъ лишь одинъ непарный, заложенный въ дорзальномъ мезентеріи спинной сосудъ, который имѣетъ двѣ концентрическихъ пограничныхъ перепонки въ своей стѣнкѣ по всей длинѣ тѣла—отношенія, описанныя для спинного сосуда *O. conchilega*, но лишь въ переднемъ отдѣлѣ тѣла. Иннервація спинного сосуда Eupisidae всегда стоитъ въ тѣснѣйшей связи съ нервнымъ сплетеніемъ кишечника—фактъ еще разъ указывающій на ближай-

шія генетическія отношенія спинного сосуда къ кровеносному сплетенію кишки.

Соединительные сосуды между этимъ послѣднимъ и спиннымъ сосудомъ располагаются въ пограничныхъ пластинкахъ подвѣсокъ или дорзальнаго мезентерія, и ихъ бываетъ нѣсколько штукъ въ каждомъ сомитѣ. Пара сосудовъ, метамерно повторяющихся на границѣ каждаго сомита и соединяющихъ брюшной сосудъ со сплетеніемъ кишечника, представляетъ нѣкоторые постоянныя для всѣхъ изслѣдованныхъ *Eunicidae* особенности строенія. Средняя часть каждаго изъ означенныхъ сосудовъ располагается въ целомѣ передъ заднимъ диссепиментомъ сомита и является сильно расширенной, образуя ампулу. Отдѣлъ между ампулой и кишечнымъ сплетеніемъ бываетъ снабженъ продольными и кольцевыми мышцами, прилегающими къ внутренней пограничной перепонкѣ сосуда снаружи. На границѣ мускулистаго отдѣла и ампулы находится клапанъ, образуемый собраніемъ клѣтокъ, которыя располагаются на внутренней перепонкѣ и выдаются внутрь сосуда; далѣе въ ампулѣ подобные же элементы образуютъ какъ-бы псевдоэпителий изъ амебоидныхъ клѣтокъ.

Сходныя отношенія въ смыслѣ присутствія клапана и амебоцитовъ имѣютъ мѣсто въ спинномъ сосудѣ *E. norvegica* непосредственно передъ заднимъ диссепиментомъ сомита.

Соединяющіе спинной сосудъ съ брюшнымъ, метамерные комиссуральные сосуды стоятъ у *Eunicidae* въ связи съ диссепиментами и у *N. geniculatus* расположены или въ самой пограничной перепонкѣ диссепимента или укрѣплены на ней короткой подвѣсочной перепонкой, какъ это имѣетъ мѣсто дорзо-латерально. У прочихъ изслѣдованныхъ мною формъ комиссуральные сосуды оказываются на этомъ участкѣ смѣщенными еще далѣе, располагаясь на субмускулярной перепонкѣ спинныхъ мышечныхъ лентъ.

Кромѣ описанныхъ, постоянно хорошо развитыхъ сосудовъ у *Eunicidae* имѣются многочисленные ихъ соединяющіе или отъ нихъ отвѣтвляющіеся, обыкновенно, меньшихъ размѣровъ сосуды, которые пробѣгаютъ или свободно въ целомѣ, или прикрѣплены на типичныхъ подвѣсочныхъ пластинкахъ, или располагаются внѣ целома. Нѣкоторые изъ нихъ, вѣроятно, бываютъ непостоянны. Наиболѣе простыя отношенія наблюдаются у *O. conchilega*, гдѣ такихъ сосудовъ очень небольшое количество, а въ кольцевой

и продольной мускулатурѣ и совсѣмъ не наблюдается. Сложнѣе отношенія у *E. norvegica*, которая имѣетъ хорошо развитыми указанные сосуды, а также представляетъ значительное количество сосудовъ въ кольцевой мускулатурѣ и въ брюшной цѣпочкѣ. *E. siciliensis* кромѣ того имѣетъ сильную васкуляризацию покровнаго эпителія, а именно: отъ сосудовъ слоя кольцевой мускулатуры отходятъ двѣ системы вѣтвей, образующихъ сѣть подъ кутикулой въ брюшной, геср. спинной части покрова, располагаясь въ уже выше отмѣченныхъ целомическихъ каналахъ. У *N. geniculatus* нѣтъ сосудовъ въ брюшной цѣпочкѣ и покровномъ эпителіи, зато они богато развиты не только въ слой кольцевой мускулатуры, но и въ продольныхъ мышцахъ. Въ этихъ послѣднихъ образуется родъ сосудистой сѣти, которая обусловлена, вѣроятно, присутствіемъ редуцирующихся пограничныхъ образований продольной мускулатуры.

На пути комиссуральныхъ сосудовъ у *O. conchilega* и *E. norvegica* включены жаберныя сѣти. Въ целомѣ жабры, у передней и задней ея стѣнки проходитъ по восходящему, геср. нисходящему сосуду, которые соединяются другъ съ другомъ посредствомъ многочисленныхъ полукольцевыхъ сосудовъ. Каждый изъ этихъ послѣднихъ проходитъ между вѣтвочекъ покровнаго эпителія жабры, гдѣ располагается въ дистальномъ краѣ пограничной пластинки, стоящей перпендикулярно въ продольной оси жабры и отходящей отъ субэпителіальной перепонки.

При полной редукціи жабръ у *N. geniculatus* имѣются сосудистыя сплетенія въ стѣнкѣ параподія, которыя располагаются въ субэпителіальной перепонкѣ, вдаваясь между вѣтвочекъ эпителія, и должны быть аналогичны жабернымъ сплетеніямъ.

---

Такимъ образомъ, въ группѣ Eunicidae имѣется рядъ формъ съ очень различнымъ развитіемъ пограничныхъ образований—начиная отъ такихъ, какъ *O. conchilega*, гдѣ эти послѣднія очень сильно развиты, и кончая подобными *N. geniculatus*, гдѣ пограничныя образования значительно редуцированы. Промежуточное состояніе было описано у *E. norvegica* и *E. siciliensis*.

Ни въ какой другой группѣ среди изслѣдованныхъ мною Polychaeta мнѣ не приходилось встрѣчать такого разнообразія въ развитіи пограничныхъ образований. Оставляя пока въ сторонѣ Polygordius'a и Capitellidae, можно сказать, что у прочихъ Polychaeta они представляютъ большое сходство какъ по ихъ строенію, такъ и по ихъ расположенію.

Что касается строенія, то пограничныя перепонки, пластинки, тяжи и волокна у всѣхъ Polychaeta очень сходны съ описаннымъ у Eunicidae — они не имѣютъ вѣтвистаго характера и не представляютъ ближайшихъ отношеній къ какимъ-либо вѣткамъ у взрослого животнаго; въ нихъ замѣтны болѣе или менѣе хорошо дифференцированныя волокна.

И. О г н е в ъ (1899, стр. 138) указываетъ, что у *Owenia fusiformis* при фиксаціи въ Германновской, Флемминговой и Мюллеровской жидкостяхъ или въ 1<sup>0</sup>/<sub>0</sub> осміевоѣ кислотѣ подъ покровнымъ эпителиемъ „eine dünne, aus feinen der Länge nach verlaufenden Fibrillen bestehende Lamelle liegt“... „gelingt es ohne besondere Mühe, größere Stücke derselben mit Nadeln zu isolieren. Nach Wegschaben des Epithels erscheint die Lamelle aus äußerst feinen, parallel unter einander verlaufenden, sich dabei nicht verzweigenden Fibrillen bestehend, welche durch eine spärliche homogene Substanz zusammengelötet sind. Bei der Profilansicht an Durchschnitten erscheint die Lamelle mehr homogen, dabei stark lichtbrechend und glänzend“. L. Z ü r c h e r (1909, стр. 210) принимаетъ данныя И. О г н е в а относительно субэпителиальной перепонки *Owenia* и проводитъ далѣе: „Da alle membranösen Bildungen des Körpers ineinander übergehen, dürfen wir annehmen, daß auch die übrigen Bestandteile denselben Bau zeigen; dafür spricht wenigstens die Schichtung oder Streifung, die man an der inneren Sinusmembran erkennen kann“. И въ этомъ случаѣ L. Z ü r c h e r былъ правъ, хотя становился до нѣкоторой степени въ противорѣчіе съ самимъ собой, такъ какъ пограничныя образованія онъ называлъ преимущественно „гомогенными мембранами“. Это неудачное названіе можетъ только вводить въ заблужденіе относительно настоящаго строенія пограничныхъ образований, которое, какъ мы видимъ, и самимъ авторомъ не считается дѣйствительно гомогеннымъ.

Я остановился на *O. fusiformis*, какъ на единственной среди Polychaeta формѣ, пограничныя образованія которой были хорошо изслѣдованы. Относительно другихъ видовъ литературныя данныя крайне неполны и отрывочны, однако, какъ можно было видѣть изъ приведенныхъ (стр. 5, 6) примѣровъ, въ нѣкоторыхъ случаяхъ волокнистость въ пограничныхъ образованіяхъ была констатирована. Въ тѣхъ-же случаяхъ, гдѣ авторы говорятъ о гомогенномъ строеніи этихъ послѣднихъ, вопросъ не такъ ясенъ, но вѣроятно, что гомогенность является лишь результатомъ фиксажировки и окраски объекта, а не доказательствомъ дѣйствительнаго отсутствія волокнистой структуры.

Иначе обстоитъ дѣло съ клѣточнымъ характеромъ пограничныхъ образованій. Относящіяся сюда данныя различныхъ изслѣдователей обыкновенно не даютъ прямыхъ указаній. Лишь L. Zürcher (1909), поставивъ вопросъ о пограничныхъ образованіяхъ *Owenia fusiformis* въ полномъ объемѣ, высказывается вполне опредѣленно по этому поводу (стр. 210): „Daß wir es nicht mit Bildungen zu haben, die nach Art einer Cuticula an der Basis eines Epithels (Basalmembran) entstanden sind, dafür spricht neben den eben erwähnten Beobachtungen vor allem der Umstand, daß in den Membranen Kerne vorkommen können. Wenn sie auch ungeheuer selten sind, wie das für *Owenia* zutrifft, so deckt eben doch ihre Anwesenheit die ursprünglich zellige Natur der membranösen Bildungen auf. Die homogenen Membranen sind also wahrscheinlich aus dem Zellenmaterial der primären Leibeshöhle, aus primärem Mesenchym, entstanden. Sie sind eine Modifikation von Bindegewebe, „verdichtetes Bindegewebe“, in dem der zellige Charakter fast vollständig verwischt ist“.

Однако не смотря на всю опредѣленность выводовъ L. Zürcher'a, согласиться съ ними рискованно. Фактомъ является лишь очень рѣдкое присутствіе въ пограничныхъ образованіяхъ *O. fusiformis* ядеръ, которыя „ungeheuer selten sind, wie das für *Owenia* zutrifft“. На моихъ препаратахъ пограничныя образованія этой формы вполне сходны по строенію съ таковыми прочихъ изслѣдованныхъ мною Polychaeta, и ядеръ въ нихъ находить мнѣ не приходилось. Я долженъ предположить, что описываемыя L. Zürcher'омъ ядра относятся или къ прилежащимъ клѣткамъ разныхъ



тканей или къ проникшимъ въ пограничныя образованія амебо-  
цитамъ—послѣднее мнѣ кажется очень вѣроятнымъ. Въ  
такомъ случаѣ предположенія L. Z ü r s c h e r'a о происхож-  
деніи пограничныхъ образованій на счетъ первичной мезен-  
химы, какъ особаго рода „verdichtetes Bindegewebe“, in dem  
der zellige Character fast vollständig verwischt ist“, теряютъ  
свое значеніе.

Что касается данныхъ другихъ авторовъ, то большинство  
ихъ въ пограничныхъ образованіяхъ Polychaeta не находило  
кѣлочнаго строенія или ядеръ относящихся сюда кѣлокъ.  
Такъ, конечно, слѣдуетъ понимать указанія на существо-  
ваніе базальной мембраны эпителиевъ (напр., A. S o u l i e r  
1891, C. G. A t t e m s 1902 etc). То же самое можно ска-  
зать о тѣхъ авторахъ, которые подчеркиваютъ гомогенность  
пограничныхъ перепонокъ (напр., H. E i s i g 1887). Вопросъ  
остается нерѣшеннымъ, мнѣ кажется, лишь въ тѣхъ слу-  
чаяхъ, когда авторы говорятъ о соединительно-тканыхъ  
образованіяхъ безъ всякихъ дальнѣйшихъ разъясненій (напр.,  
F. W. G a m b l e и I. H. A s h w o r t h, 1900, I. H. A s h-  
w o r t h, 1902). К. C. S c h n e i d e r (1902), принимая  
соединительно-тканый характеръ пограничныхъ образованій,  
опредѣленно указываетъ на ихъ некѣлочное строеніе, однако  
въ этомъ смыслѣ можно принимать данныя и выше назван-  
ныхъ авторовъ, такъ какъ они нигдѣ не констатируютъ  
присутствія ядеръ въ описываемыхъ образованіяхъ. Совер-  
шенно изолированно и безъ дальнѣйшихъ подтвержденій съ  
какой-либо стороны остаются описанія P. F a u v e l'я (1897),  
G. D a r b o u x (1899) etc., видящихъ въ пограничныхъ пе-  
репонкахъ сплетенія базальныхъ отростковъ эпителиальныхъ  
кѣлокъ. Здѣсь мы, очевидно, имѣемъ дѣло съ неточными  
наблюденіями и выводами изъ нихъ.

Переходя къ расположенію пограничныхъ образованій,  
прежде всего слѣдуетъ отмѣтить, что у большинства Poly-  
chaeta мы не найдемъ какой-либо существенной разницы отъ  
описаннаго для Eunicidae, и общій типъ ихъ расположенія  
довольно простъ.

Весь покровный эпителий такъ же, какъ и его производ-  
ныя, а именно: железистыя образованія покрова, щетинковые  
мѣшки, брюшная цѣпочка, всегда бываетъ подостланъ суб-  
эпителиальной пограничной перепоной. Последняя у рта и

анального отверстия непосредственно переходит въ субэпителиальную перепонку, располагающуюся подъ эпителиемъ кишечника и его производныхъ. Указанная перепонка бываетъ непрерывна, и мышечные пучки, прикрѣпляющіеся подъ эпителиемъ, никогда ее не пронизываютъ и слѣдовательно не проникаютъ въ слой эпителиальныхъ клѣтокъ. Во многихъ случаяхъ можно наблюдать небольшія пограничныя волокна, отходящія отъ субэпителиальной перепонки между клѣтокъ эпителия; подобныя волокна отходятъ также и проксимально отъ этой перепонки, проникая въ пучки прикрѣпляющихся здѣсь мышцъ и образуя ихъ аппаратъ прикрѣпленія.

Субэпителиальная пограничная перепонка представляетъ изъ себя ту часть пограничныхъ образований, которую почти исключительно констатируютъ изслѣдователи до работы L. Zürcher'a (1909), и которую этотъ послѣдній правильно описываетъ у *O. fusiformis* какъ „наружную пограничную перепонку“ и какъ „наружную и внутреннюю перепонки синуса“ кишечника.

Совершенно незамѣченной оставалась, насколько я знаю, другая присутствующая у Polychaeta въ кожно-мышечномъ мѣшкѣ пограничная перепонка, а именно субмускулярная. Она постоянно покрываетъ дистальную поверхность продольныхъ мышечныхъ лентъ, не распространяясь почти совершенно на ихъ проксимальную поверхность—отношенія сходныя съ существующими у *N. geniculatus* среди Eunicidae.

Соотвѣтственно кольцевой бороздкѣ на границѣ двухъ сосѣднихъ сомитовъ субмускулярная перепонка бываетъ на большемъ или меньшемъ протяженіи слита съ субэпителиальной или, быть можетъ, недифференцирована. То-же самое имѣетъ мѣсто обыкновенно по ходу моторныхъ кольцевыхъ нервовъ сомита. У *O. fusiformis* описываемой пограничной перепонки L. Zürcher не указываетъ, однако я наблюдалъ ее у этой формы, а именно: въ тѣхъ сомитахъ, гдѣ имѣется кольцевая мускулатура стѣнки тѣла, т. е. впередъ отъ второго диссепимента тѣла, при чемъ развита она вполне типично. Въ сомитахъ, расположенныхъ позади этого диссепимента, кольцевыя мышцы отсутствуютъ, такъ что продольныя мышечныя ленты непосредственно слѣдуютъ за покровнымъ эпителиемъ, будучи раздѣлены другъ отъ друга только одной

толстой пограничной перепонкой, какъ это описываетъ и L. Zürcher.

Кромѣ субэпителиальной и субмускулярной пластинокъ очень постоянными пограничными образованиями у Polychaeta являются пограничныя перепонки, располагающіяся въ диссепиментахъ целома и въ мезентеріяхъ спинномъ и брюшномъ. Конечно, редукція тѣхъ и другихъ встрѣчается во многихъ группахъ, а соотвѣтственно измѣняется и картина развитія относящихся сюда пограничныхъ образований. Исходнымъ и въ значительной мѣрѣ типичнымъ можно считать состояніе сходное съ описаннымъ выше для Eunicidae. Пограничныя перепонки диссепиментовъ и мезентеріевъ для *O. fusiformis* описаны L. Zürcher'омъ.

Наименѣе постоянными оказываются пограничныя образования, располагающіяся въ продольной и кольцевой мускулатурѣ. Они сильно варьируютъ по разнымъ группамъ Polychaeta. Такъ, въ продольныхъ мышечныхъ лентахъ у Errantia очень часто совершенно ихъ не встрѣчается; обыкновенно-же они представлены рядами волоконъ или отдѣльными волокнами, отходящими отъ субмускулярной перепонки и недалеко проникающими среди мышечныхъ пучковъ. Иногда, напр. у Ariciidae и Terebellidae, волокна эти оказываются сильно развитыми у диссепиментовъ и стоятъ въ непосредственной связи съ пограничными перепонками диссепиментовъ целома. У Serpulacea отношенія пограничныхъ образований въ продольной мускулатурѣ довольно сложны, но вдаваться въ ихъ описаніе здѣсь я не буду.

Что касается кольцевыхъ мышцъ, то у нѣкоторыхъ группъ изъ Errantia въ этомъ слѣдъ я не наблюдалъ совершенно какихъ-либо пограничныхъ образований, у другихъ, какъ напр. у Gluceriidae, встрѣчались лишь въ небольшомъ количествѣ пограничныя волокна или тяжи. Sedentaria представляютъ болѣе богатое развитіе пограничныхъ образований въ слѣдъ кольцевыхъ мышцъ, приближаясь въ этомъ отношеніи къ описанному у *O. conchilega* среди Eunicidae.

Мышечные пучки, проходящіе въ целомѣ—косые, дорзовентральные, параподіальные и т. д., бываютъ обыкновенно лишены пограничныхъ образований, и почти общимъ правиломъ у Polychaeta можно считать отсутствіе пограничной перепонки подъ целотеліемъ на мускулатурѣ кишечника, а также на продольныхъ мышечныхъ лентахъ.

Эту общую картину пограничныхъ образованій *Polychaeta* можно сравнить для *Errantia* приблизительно съ той стадіей, на которой мы видѣли эти образованія у *N. geniculatus*, т. е, въ довольно сильной степени редукціи. У *Sedentaria* они подверглись нѣсколько меньшей редукціи и въ нѣкоторыхъ отношеніяхъ еще болѣе напоминаютъ состояніе *N. geniculatus*, существенная разница лишь въ пограничныхъ образованіяхъ слоя кольцевыхъ мышцъ, гдѣ мы видимъ отношенія довольно примитивныя, напоминающія *O. conchilega*. Такимъ образомъ большинство *Polychaeta* оказывается по типу ихъ пограничныхъ образованій легко приравняваемымъ къ нѣкоторымъ формамъ изъ группы *Eunicidae*, при чемъ въ предѣлахъ этой группы разница колебаній въ развитіи пограничныхъ образованій является даже болѣе значительной, чѣмъ у всего большинства другихъ *Polychaeta*.

Однако рядъ *Eunicidae*, въ который слѣдовательно безъ натяжекъ можно включить большинство прочихъ *Polychaeta* по ихъ пограничнымъ образованіямъ, можетъ быть нѣсколько расширенъ, а именно: въ качествѣ крайнихъ членовъ къ нему должны быть поставлены *Capitellidae* и *Polygordius*. Первые заключаютъ формы съ наибольшимъ среди *Polychaeta* развитіемъ пограничныхъ образованій, *Polygordius*-же представляетъ крайнюю степень ихъ редукціи.

Подобно *O. conchilega* или, какъ мы увидимъ далѣе, подобно немертинамъ пограничныя образованія *Capitellidae*, изъ которыхъ мною былъ изслѣдованъ *Dasyhranchius caducus* Gr.<sup>1)</sup>, особенно богато развиты въ кожно-мышечномъ мѣшкѣ. Здѣсь и кольцевыя и продольныя мышцы разбиты пограничными перепонками на большое число очень мелкихъ мышечныхъ пучковъ, благодаря чему повсему тѣлу мы находимъ такую картину, какая была описана, напримѣръ, у *O. conchilega* на мѣстахъ диссепиментовъ въ продольныхъ мышечныхъ лентахъ. Однако въ связи съ рѣзко выраженнымъ спеціализированнымъ типомъ организаціи *Capitellidae* едва-ли можно допустить, что у *Capitellidae* мы имѣемъ примитивныя отношенія пограничныхъ образованій.

Съ другой стороны, несомнѣнно, крайнюю редукцію пограничныхъ образованій представляетъ *Polygordius*. У изслѣ-

---

<sup>1)</sup> а также другой ближе неопредѣленный gen. et sp.

дованнаго мною *P. neapolitanus* Fr. совершенно отсутствует субмускулярная пограничная перепонка, что должно являться, по-видимому, результатом полного исчезновения кольцевой мускулатуры. Аналогичный фактъ мы уже имѣли въ среднихъ сомитахъ тѣла *O. fusiformis*, гдѣ налицо несомнѣнная редукція кольцевой мускулатуры. Такимъ образомъ *P. neapolitanus* имѣетъ только субэпителиальную перепонку покрова и кишечника и пограничныя пластинки диссепиментовъ и мезентеріевъ, т. е. мускулатура его лишена какихъ-бы то ни было пограничныхъ образований.

Слѣдуетъ обратить вниманіе на оригинальное строеніе субэпителиальной пограничной перепонки въ покровѣ *P. neapolitanus*. Уже F. Hempelmann (1906, стр. 549) указываетъ, что „sie aus einzelnen Fasern besteht, die sich, ähnlich den Circulärfasern der Cuticula, etwa rechtwinklig schneiden“. Дѣйствительно, довольно толстая пограничная перепонка представляетъ ясную двойную стріацію, при чемъ картина получается тождественная съ наблюдающеюся въ нижнихъ слояхъ кутикулы покровнаго эпителия у многихъ Polychaeta, напр. у Eunicidae, такъ что описываемая пограничная перепонка вполне заслуживаетъ у *P. neapolitanus* названіе внутренней кутикулы. Стріація эта производитъ такое впечатленіе, какъ будто-бы пограничная перепонка содержитъ волокна, идущія въ двухъ направленіяхъ, подъ угломъ приблизительно въ  $45^{\circ}$  къ продольной оси тѣла. У другихъ Polychaeta мнѣ не приходилось никогда наблюдать подобную структуру пограничныхъ образований, и, быть можетъ, ее слѣдуетъ поставить въ связь съ редукціей кольцевыхъ мышцъ у *P. neapolitanus*. Аналогичные по ихъ ходу мышечные пучки имѣются среди Polychaeta лишь у *Flabelligera diplochaitos* Otto, при чемъ располагаются они здѣсь снаружи отъ кольцевыхъ мышцъ, какъ это указываетъ и K. Günther (1912).

Въ заключеніе описанія пограничныхъ образований Polychaeta остается обратиться къ строенію кровеносной системы. Какъ уже было сказано мною относительно Eunicidae, развитіе пограничныхъ образований является у Polychaeta факторомъ, опредѣляющимъ отношенія кровеносной системы, потому что сосуды представляютъ изъ себя лишь щелеобразныя полости въ указанныхъ образованіяхъ и не имѣютъ какой-либо собственной эндотелиальной выстилки. Главные кро-

веносные сосуды являются у *Polychaeta* весьма постоянными, но такъ какъ пограничныя перепонки всякаго почти органа могутъ содержать полости сосудовъ, то для этихъ послѣднихъ характернымъ оказывается не ходъ ихъ, не строеніе стѣнки въ извѣстной мѣрѣ, а именно полость съ заключающейся въ ней жидкостью крови. Это обстоятельство до нѣкоторой степени объясняетъ намъ фактъ довольно часто встрѣчающейся въ различныхъ группахъ *Polychaeta* редукціи кровеносной системы—*Aphroditeae*, *Glyceridae*, *Capitellidae*, *Terebellidae* представляютъ подобныя явленія редукціи.

Сократительные отдѣлы сосудовъ содержатъ въ своихъ стѣнкахъ мышечныя волокна, которыя бываютъ целотеліальнаго происхожденія и располагаются снаружи отъ содержащей сосудъ пограничной перепонки.

Наконецъ, у нѣкоторыхъ группъ *Polychaeta*, сходно съ описаннымъ для *N. geniculatus*, въ слоѣ целотеліальныхъ элементовъ, покрывающихъ сосуды или ихъ части, проходящіе въ целомѣ, находятся особаго рода волокна—я ихъ называлъ целотеліальными. Волокна эти мнѣ приходилось видѣть прекрасно развитыми на сосудахъ *Terebellidae*, *Cirratulidae*, *Serpulacea* и *Ammocharidae*. По поводу *Owenia fusiformis* L. Zürcher (1909, стр. 194) указываетъ, что „die Muskulatur sämtlicher Gefässe und diejenige der äusseren Sinuswand immer denselben Habitus aufweist; sie ist quergestreift; die Streifung ist aber nur stellenweise, bald da, bald dort, zu erkennen“. Я принимаю однако эти волокна за целотеліальныя, при чемъ строеніе ихъ совершенно сходно съ описаннымъ для *N. geniculatus*. Отъ типичныхъ мышцъ они отличаются очень темной окраской при золоченіи по методу Бельшовскаго и красной окраской отъ нейтральнаго фуксина по методу Блохмана (маджента—пикриновая кислота—индигокарминъ). Въ этомъ отношеніи целотеліальныя волокна вполне сходны съ тонофибриллярными образованіями покровнаго эпителія или съ гліиными волокнами. Однако природа целотеліальныхъ волоконъ и ихъ отношенія къ другимъ волокнистымъ образованіямъ мною еще невыяснены въ полной мѣрѣ, и здѣсь я лишь кратко упоминаю объ нихъ для полноты представленія о кровеносныхъ сосудахъ *Polychaeta*.

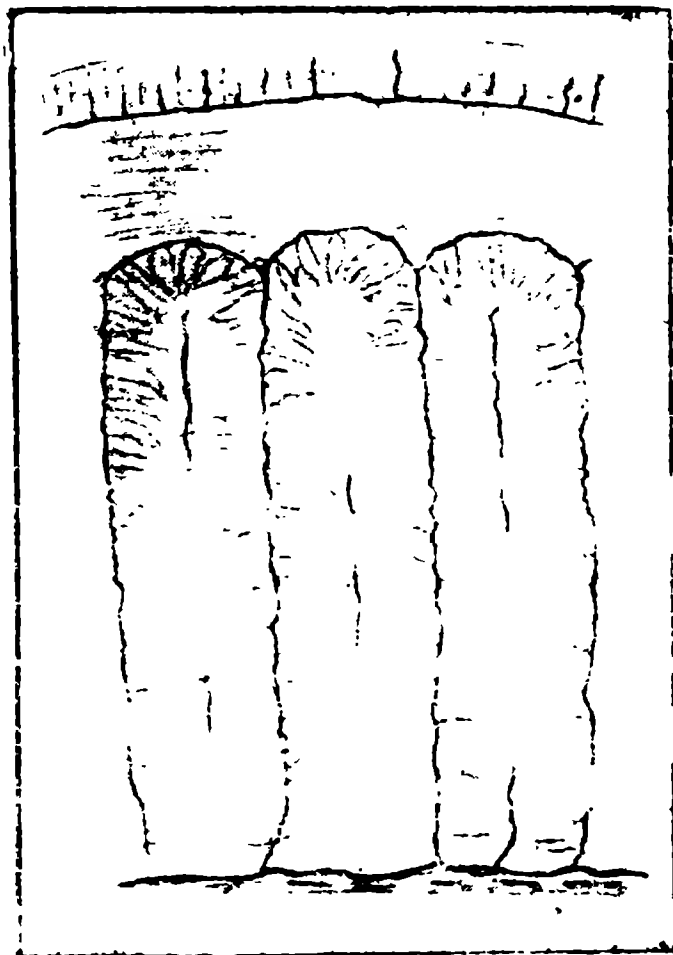
---



Къ моимъ даннымъ относительно пограничныхъ образований *Polychaeta* я могу добавить лишь нѣсколько словъ относительно означенныхъ образований въ группѣ *Oligochaeta*. Они были изучаемы работавшимъ въ Зоотомическомъ кабинетѣ Казанскаго Университета студентомъ М. Зотинымъ. Результаты его изслѣдованій, любезно предоставленные имъ въ мое распоряженіе, я приведу только въ самыхъ общихъ чертахъ.

Объектомъ изслѣдованія служила одна форма изъ *Lumbricidae*, именно *Eisenia nordenskjoldi* Eisen. Ея пограничныя образования при серебрении по методу Бельшовскаго въ модификаціи S. Raton'a представляютъ полное сходство съ описаннымъ выше для *Polychaeta*. Здѣсь имѣется система соединяющихся другъ съ другомъ пограничныхъ перепонокъ, пластинокъ, тяжей и волоконъ, не представляющихъ влѣточнаго характера и содержащихъ воловнистыя структуры. Хорошо выраженная субэпителиальная перепонка находится въ покровѣ (Фиг. 1) и въ кишечникѣ и типично развита. Она покрываетъ также производныя покровнаго и кишечнаго эпителиевъ—комплексы железъ, щетинковые мѣшки и брюшную цѣпочку съ отходящими отъ нея нервами. Хорошо развитая субмускулярная перепонка (Фиг. ) подстилаетъ пучки продольныхъ мышцъ и распространяется также на ихъ проксимальную поверхность, располагаясь здѣсь сплошнымъ слоемъ подъ целотеліемъ. Посредствомъ продольно проходящихъ пограничныхъ пластинокъ пучки мышцъ отдѣлены другъ отъ друга, при чемъ эти раздѣляющія пластинки дистально и проксимально соединены съ соотвѣтствующими участками субмускулярной перепонки. Эта послѣдняя непосредственно соединяется далѣе съ пограничной перепонкой диссепиментовъ. Кромѣ того въ продольной мускулатурѣ, кольцевыхъ мышцахъ стѣнки тѣла и нѣкоторыхъ другихъ мышечныхъ пучкахъ имѣются въ разной степени развитыя пограничныя волокна и тяжи, о которыхъ болѣе подробно распространяться я не буду. Данные о пограничныхъ образованияхъ кровеносныхъ сосудовъ, полученные М. Зотинымъ, въ сожалѣнію, недостаточны.

Въ общемъ однако, я думаю, можно безъ всякихъ натяжекъ признать, что типъ строенія и развитія пограничныхъ образований въ обѣихъ группахъ, *Polychaeta* и *Oligochaeta*, одинаковъ.



покрывный эпителий

кольцевыя мышцы

продольныя мышцы

целотелій

Фиг. 1. Пограничныя образованія стѣнки тѣла *Eisenia nordenskjöldi* Eisen, по М. Зотину.

Переходимъ къ тѣмъ взглядамъ, которые были высказаны относительно пограничныхъ образованій *Polychaeta*, а также къ развитію представленій объ этихъ образованіяхъ вообще.

Лишь историческое значеніе имѣетъ мнѣніе, высказанное Р. Fauvel'емъ (1897), G. Darboux (1899), по которому пограничныя перепонки *Polychaeta* представляютъ изъ себя сплетеніе волоконъ, являющихся лишь отростками эпителиальныхъ клѣтокъ. Весьма возможно, что въ этомъ взглядѣ отразилось горячее выступленіе Н. Eisig'a (1887, стр. 313) противъ „traditionelle Tendenz“... „Alles, was sich zwischen Haut—und Muskelschicht in Form von Fibrillen oder verzweigten Zellen einschiebt... unter dem Titel ‚Bindegewebe‘ zu begraben“, тогда какъ (стр. 301) „in den meisten Fällen dagegen scheinen die beiden Schichten durch ein sehr complicirtes Fasernetz auf's Innigste miteinander verbunden zu sein. Die histologische Analyse dieser häufig der Cutis verglichenen, oder in die Rubrik ‚Bindegewebe‘ verwiesenen Grenzsicht hat ergeben, daß sie aus sehr ver-

schiedenartigen Elementen besteht; nämlich erstens aus zahlreichen von der Stammesmuskulatur sich ablösenden und mehr der Haut zugerückt verlaufenden Muskelbündeln, also aus Rudimenten einer Hautmuskulatur; zweitens aus transversal gerichteten... mit Ausläufern der Fadenzellen verschmelzenden Muskelfibrillen...; drittens endlich aus Spinalnerven sowie aus einem nahezu continuirlichen, zwischen Haut und Muskulatur eingeschobenen Ganglienzellenplexus und dessen zahlreichen nach der Haut zu gerichteten Ausläufern“. Однако самъ Н. Eisig (стр. 32-) признавалъ присутствіе гомогенной опорной пластинки въ въкоторыхъ случаяхъ, и существованіе пограничныхъ перепонокъ, какъ самостоятельныхъ образований, поставлено позднѣйшими изслѣдованіями въ сомнѣній.

Прочіе авторы относятъ пограничныя образования или къ кутикулярнымъ, видя въ нихъ родъ внутренней кутикулы, или къ соединительнотканнымъ. Разница этихъ двухъ взглядовъ въ настоящее время можетъ считаться основной, такъ какъ лишь единичные голоса высказывались и высказываются за гомологию кутикулярныхъ и соединительнотканныхъ образований (F. Leydig, 1864, W. Biedermann, 1903, F. Studnicka, 1911).

Представленіе о пограничныхъ перепонкахъ, какъ своего рода внутренней кутикулѣ обязано своимъ происхожденіемъ тому факту, что онѣ большею частью наблюдались подъ покровнымъ и висцеральнымъ эпителиями и ихъ производными, въ соотвѣтствіи съ чѣмъ имъ и было дано названіе „membranae basales“. Какъ было уже указано, отрывочныя свѣдѣнія объ этихъ послѣднихъ встрѣчаются въ работахъ по Polychaeta верѣдно (напр. A. Soulier, 1891, C. Attems, 1902, F. Hempelmann, 1906), однако впервые пограничныя образования были описаны полностью для Enteropneusta J. Spengel'emъ (1893).

Этотъ авторъ формулируетъ свои взгляды слѣдующимъ образомъ (стр. 450 и слѣд.): „Wo immer 2 Organe oder 2 Theile eines Organs an einander stossen, sind sie durch eine Lage einer structurlosen Substanz“ — „Cuticularsubstanz im weiteren Sinne“ (стр. 33, 34, 490 и т. д.) — „geschieden. An den meisten Stellen erscheint dieselbe in Gestalt eines Häutchens, bald von sehr geringer, kaum wahrnehmbarer, bald aber von

recht beträchtlicher Mächtigkeit. Nur an gewissen Punkten tritt sie in mässigerer Form auf und stellt Körper von mehr oder minder bestimmten und scharfen Umrissen dar, die sich von den benachbarten dünnen, membranösen Theilen als selbständige Gebilde abheben... es gehören dazu die als Eichel-skelet und als Kiemenskelet vorgeführten Bildungen. (стр. 452) Die structurlosen Membranen sind... gemeinschaftliche Abscheidungen der beiden an sie angrenzenden Gewebsschichten, mag... der histologische Charakter der letzteren sein, welcher er wolle, Epithel, Muskulatur oder was es sei. Ich habe deshalb diese Membranen nicht als Basalmembranen, sondern als Grenzmembranen bezeichnet, denn nicht, daß sie an der Basis einer, sondern daß an der Grenze zweier Schichten liegen, ist für sie bezeichnend... Hinsichtlich der Auffassung der Grenzmembranen möchte ich.... darauf hinweisen, daß wir uns dieselben, entsprechend ihrer Bildungsweise, als aus 2 miteinander in grosser Ausdehnung verklebten Blättern zusammengesetzt denken können“. Я отмѣчу еще, что, по J. Spengel'ю, пограничныя образованія (стр. 451) „außerhalb der Gewebe, zwischen denselben liegen“, и (стр. 559) „für alle Skelettheile und das gesammte System der Grenzmembranen charakteristisch ist, daß es ausserhalb der Keimblätter und ihrer Abkömmlinge, zwischen den Organen gelegen ist“. Въ частности J. Spengel описываетъ пограничныя перепонки подъ покровнымъ эпителиемъ, кишечнымъ эпителиемъ, между слоями кольцевыхъ и продольныхъ мышцъ стѣнки тѣла, подъ целотелиемъ, въ стѣнкѣ перикардіальнаго пузыря, ввидѣ скелетныхъ частей и отмѣчаетъ, что мышечные пучки обоими концами прикрѣпляются на пограничныхъ перепонкахъ (стр. 40, 459, 541, 562 и т. д.). Относительно кровеносныхъ сосудовъ и синусовъ этотъ авторъ признаетъ, что они являются лишь щелеобразными или трубкообразными полостями въ пограничныхъ перепонкахъ или полостями между различными органами, пограничныя пластинки которыхъ образуютъ стѣнки сосудовъ; въ общемъ же послѣдніе представляютъ „Ueberreste der primären Leibeshöhle“ (стр. 76, 80, 83, 84, 271, 275 и т. д.).

Я особенно подробно остановился на взглядахъ и фактическихъ данныхъ J. Spengel'я, чтобы показать почти полное ихъ соотвѣтствіе съ полученнымъ мною у Polychaeta. Нѣ-

которая разница, конечно, имѣется, и думаю, что въ такихъ случаяхъ его воззрѣнія доступны критикѣ. Такъ, безструктурность пограничныхъ перепонокъ *Enteropneusta* весьма проблематична—очень возможно, какъ это мною указано было и для *Polychaeta*, она зависитъ отъ методовъ обработки объектовъ, примѣнявшихся *J. Spengel*’емъ. Также способъ образования пограничныхъ перепонокъ путемъ склеиванія двухъ листовъ представляется мнѣ теоретическимъ выводомъ, фактическое обоснованіе котораго совершенно недостаточно. Однако эти неточности не умаляютъ цѣнности наблюдений и обобщеній *J. Spengel*’я, и послѣднія настолько выдаются надъ взглядами предшествовавшихъ изслѣдователей, что самъ *J. Spengel* отдѣляетъ отъ нихъ свои воззрѣнія рѣзкою чертою. Однако правильнѣе, мнѣ кажется, видѣть здѣсь лишь дальнѣйшій шагъ въ томъ ходѣ идей, который оперировалъ сначала съ базальными перепонками эпителиевъ, а дальше распространился на подобныя образованія между отдѣльными тканями, органами или ихъ частями. Въ первомъ случаѣ говорили о внутренней кутикулѣ эпителиевъ, въ другомъ—о кутикулярныхъ образованіяхъ въ широкомъ смыслѣ этого слова.

За 20 лѣтъ, протекавшихъ со времени появленія работы *J. Spengel*’я (1893), его факты и воззрѣнія не вышли изъ узкихъ рамокъ *Enteropneusta*, не получили широкаго обоснованія въ изученіи другихъ группъ животныхъ, хотя къ нимъ всецѣло присоединяются, напр. *U. Delage* (1898).

Что касается взгляда на пограничныя образованія, какъ на соединительнотканныя, то онъ принимается нерѣдко для указанныхъ образованій *Polychaeta* (напр. *E. Jourdan*, 1887, *F. Gamble and J. Ashworth*, 1900, *J. Ashworth*, 1902, *K. Schneider*, 1902). Авторы обыкновенно не указываютъ, почему слѣдуетъ считать пограничныя образованія соединительнотканными. Причина, очевидно, лежитъ въ общихъ представленіяхъ о соединительной ткани—это ткань обычно изъ группы съ преобладающимъ развитіемъ основного вещества, располагающаяся въ промежуткахъ между другими тканями и служащая въ качествѣ заполняющей, связывающей или опорной массы. Практически при опредѣленіи соединительной ткани важную роль играютъ нѣкоторые методы окраски, которые позволяютъ ее дифференцировать, а именно: при окраскѣ по Ванъ-Гизону (гематоксилинъ—вислый фув-

снѣ—пикриновая кислота) соединительное вещество и его волокна бываютъ розоваго цвѣта, по Mallory (кислый фуксинъ - фосфорномолибденовая кислота—анилиновая снѣ съ оранжевой G) снѣяго.

Болѣе разработанными являются данныя К. Schneider'a (1902), относящіяся въ группѣ Polychaeta главнымъ образомъ къ *Polygordius neapolitanus* Fraip, частью къ *Sigalion squamatum* O. Ch. и *Nereis diversicolor* O. F. Müll. Общимъ правиломъ, по его мнѣнію, является существованіе замкнутыхъ пограничныхъ пластинокъ подъ каждымъ эпителиемъ (включая сюда также целотелій) и эндотелиемъ; въ частности у Polychaeta и Oligochaeta онъ описываетъ пограничныя пластинки подъ покровнымъ и кишечнымъ эпителиемъ и подъ целотелиемъ диссепиментовъ и мезентеріевъ. Какъ можно изъ этого видѣть, описанія К. Schneider'a относительно *P. neapolitanus* вполне достаточны, а относительно двухъ другихъ формъ крайне неполны, но такъ какъ пограничныя образованія *Polygordius* являются очень редуцированными, то данныя К. Schneider'a для Polychaeta вообще нетипичны и недостаточны.

Распространеніе пограничныхъ образованій было формулировано I. Spengel'emъ (1893) гораздо правильнѣе и полнѣе, напротивъ описаніе ихъ строенія у К. Schneider'a достаточно полно и точно. Общій ходъ его идей таковъ: (стр. 76) Въключеннымъ продуктомъ соединительно-тканной клѣтки является соединительное вещество. (стр. 77) „Die Bindesubstanz tritt in sehr verschiedener Beschaffenheit auf. Drei Hauptgruppen sind zu unterscheiden: Enchym, Grundsubstanz und Fasersubstanz.... Als Enchym (Enchymgewebe) ist eine hyaline, gallertartige Bindesubstanz zu bezeichnen.... Wohl nie ist sie ganz rein entwickelt, sondern immer kombiniert mit Grund—und Fasersubstanz.... Von Enchym ist die Lymphe, bez. die Blutflüssigkeit nicht scharf abzugrenzen.... (стр. 78) Die Grundsubstanz (Grundgewebe) ist von homogener fester, oder granulärer weicher Beschaffenheit. Beide Ausbildungsweisen kommen nebeneinander vor (Cerebratulus, Ptychodera) und es scheint, dass in vielen Fällen die granuläre Substanz eine Vorstufe der homogenen ist; doch dürfte letztere zumeist direct auftreten... (стр. 80—81) Die Fasersubstanz (Fasergewebe) besteht aus feinen Fibrillen von unbestimmbarer Länge, die durch spärlich



entwickelte Grundsubstanz zu Fasern oder Lamellen verkittet werden. Die Fibrillen sind als Verdichtungen der Grundsubstanz aufzufassen, nicht aber von Zellfäden abzuleiten, zu denen sie in keiner näheren Beziehung stehen. Färberisch erweisen sie sich durch das ganze Tierreich hindurch identisch, da sie überall durch die Van Giesontinktion rot gefärbt werden.... Man unterscheidet ein straffes und ein retikuläres Fasergewebe je nachdem der Verlauf der Fibrillen vorwiegend in 2 oder in 3 Dimensionen statthat. Die erstere Ausbildungsweise kommt den Grenzlammellen, Scheiden und Sehnen zu, die 2., gewöhnlich zarte, findet sich vorwiegend bei Ausfüllung von Lücken zwischen den Organen“.

Такимъ образомъ, по К. Schneider'у, пограничныя образованія представляютъ изъ себя неклѣточные перепонки, которыя содержатъ волокнистыя структуры и являются соединительно-тканными по своимъ характернымъ отношеніямъ. Факты, добытые мною у *Polychaeta*, вполне подтверждаютъ эти данныя К. Schneider'а.

Какъ уже не разъ было выше указано, L. Zürcher (1909) первый далъ детальное и почти полное описаніе пограничныхъ образованій у типичной полихеты *Owenia fusiformis*, причемъ рѣшительно высказался за ихъ соединительно-тканный характеръ. Полнота и систематичность описанія — какъ я отмѣтилъ выше, пропущена лишь субмускулярная перепонка передней части тѣла — отличаютъ эту работу отъ также довольно полнаго описанія пограничныхъ образованій *Polygordius neapolitanus* Fraip., даннаго К. Schneider'омъ, о которомъ, встати скажу, L. Zürcher совершенно не упоминаетъ. Данныя этого автора относительно расположенія пограничныхъ образованій въ тѣлѣ *O. fusiformis* были мною почти полностью приведены ранѣе, здѣсь отмѣчу лишь его выводъ (стр. 210), что указанныя образованія „sind entwickelt 1) um das entodermale Darmrohr herum, 2) rings um die Mesodermblasen, also in der primären Leibeshöhle, vorzüglich an ihren Grenzen“.

Что касается строенія пограничныхъ перепонокъ, L. Zürcher становится въ рѣзкое противорѣчіе съ данными К. Schneider'а и теперь моими. Называя эти образованія „помогенными перепонками“, онъ все-же на основаніи данныхъ И. Огнева (1899) признаетъ въ нихъ присутствіе волок-

нистыхъ образованій. Неустрашимая разнида заключается напротивъ въ утвержденіи L. Z ü r c h e r'a (стр. 211), „daß in den Membranen Kerne vorkommen können. Wenn sie auch ungeheuer selten sind, wie das für Owenia zutrifft, so deckt eben doch ihre Anwesenheit die ursprünglich zellige Natur der membranösen Bildungen auf. Die homogenen Membranen sind also wahrscheinlich aus dem Zellenmaterial der primären Leibeshöhle, aus primärem Mesenchym, entstanden. Sie sind eine Modification von Bindegewebe, „verdichtetes Bindegewebe“, in dem der zellige Charakter fast vollständig verwischt ist“.

Какъ мною выше (стр. 108) было указано, факты, на которыхъ базируются эти воззрѣнія L. Z ü r c h e r'a, крайне недостаточны и вызванные, повидимому, предвзятымъ представлениемъ о необходимости присутствія соединительно-тканыхъ вѣтвей повели къ очень слабымъ выводамъ, стоящимъ въ противорѣчій съ данными I. S p e n g e l'я (1893), K. S c h n e i d e r'a, а также теперь моими.

Въ 1909 году появились „Betrachtungen über die Entwicklung des Bindegewebes“ F r. M e r k e l'я, въ которыхъ онъ тщательно разсматриваетъ вопросъ о пограничныхъ образованіяхъ у позвоночныхъ животныхъ и принимаетъ пограничныя перепонки за образованія „повсюду соединительно-тканнаго происхожденія“. Эта работа относится къ числу немногихъ, детально разрабатывающихъ интересующую насъ тему, изъ которыхъ всѣ остальные уже были рассмотрѣны выше.

F r. M e r k e l относительно позвоночныхъ пишетъ слѣдующее. (стр. 379) „Die ursprüngliche Quelle für alles Bindegewebe ist das bekannte Zellsyncytium des Mesenchyms. Dasselbe scheidet eine amorphe Gallertsubstanz aus, welche entweder nur spärlich (Sehnen, reticuläres Bindegewebe der lymphoiden Organe), oder in grösserer Menge, selbst reichlich vorhanden ist (Amphibien, Nabelschnur). Sie erfüllt dann die Lücken des Zellnetzes, kann sich sogar relativ weit über dasselbe hinaus erstrecken, ohne dass Zellen ihr folgen (Muskeln). Ueberall da, wo die Gallerte mit anderen Geweben zusammenstösst (Epithelien und ihre Derivate, Muskeln, Nerven) verdichtet sie sich zu einer amorphen Grenzschichte (Membrana terminans, Umhüllung der Muskeln

und Nervenfasern). (стр. 328) Unter allen Epithelschichten des embryonalen Körpers kommt es zur Ausbildung einer Grenzmembran, ob es sich um die Fläche einer Mucosa oder Serosa, um eine Drüse, um ein Gefäß, um die Linsenkapsel, die Descemetsche Haut, oder um etwas anderes handelt. Diese Grenzmembran.... geht (у взрослого животного) unter dem Namen Basalmembran oder Hyaloidea oder Vitrea, Glas-haut; auch den Namen Membrana propria oder M. limitans hat man ihr mehrfach beigelegt. (стр. 379) Diese Grenzschi-chte ist an sich zellenlos, doch kommt es vor, daß später Zellfortsätze in sie hinein vorgestreckt werden, welche jedoch mit ihrer Genese nichts zu tun haben. Sie erweist sich an-fänglich überall gleich dünn, verhält sich aber in der Folge verschieden, indem sie zwar an der einen Stelle in ihrer ursprünglichen Gestalt verharret, an einer anderen aber wieder verschwindet, wieder an einer andern sich mehr oder weniger verdickt. Ihre ursprüngliche collagene Beschaffenheit kann sich erhalten, die Schichte kann aber auch bald mehr, bald weniger das Verhalten des elastischen Gewebes an-nehmen. Sie bleibt nicht immer amorph, sondern zeigt in ausgebildetem Zustand nicht selten eine streifige oder faserige Struktur, welche an manchen Stellen erst nach Anwendung von Reagènzien sichtbar wird, an anderen auch ohne solche deutlich ist. Mit der Tätigkeit von Zellen hat die Entste-hung dieser Struktur durchaus nichts zu tun“. Къ этому описанію Fr. Merkel'я слѣдуетъ добавить, что (стр. 332) „noch weniger wie bei der embryonalen Terminans gelingt es natürlich an den Basalmembranen des ausgewachsenen Kör-pers Zellen zu entdecken“. И въ полной мѣрѣ приложимы къ Polychaeta вопреки мнѣнію L. Zürcher'a слова Fr. Merkel'я (стр. 333): „muss man sich eben von der so fest eingewurzelten dogmatischen Auffassung frei machen, dass alles Heil von den Zellen kommt“.. Въ этомъ отношеніи, какъ и въ представленіяхъ о структурѣ пограничныхъ обра-зованій его взгляды одинаковы со взглядами K. Schneider'a и моими, выработанными при изслѣдованіи безпозвоночныхъ.

---

Итакъ, въ связи съ современнымъ состояніемъ нашихъ знаній о пограничныхъ образованіяхъ вообще, я полагаю, слѣдуетъ считать твердо установленнымъ существованіе у *Polychaeta* и *Oligochaeta* системы этихъ образованій всегда неклѣточного характера и въ огромномъ большинствѣ случаевъ съ фибриллярной дифференцировкой. Для выясненія-же вопроса о томъ, кутикулярныя это образованія или соединительно-тканныя, самое простое будетъ обратиться къ дифференціальнымъ гистологическимъ методамъ окраски по Ванъ-Гизону (гематоксилинъ—кислый фуксинъ—пикриновая кислота) и по Mallory (кислый фуксинъ-фосфорно-молибденовая кислота—анилиновая синь съ оранжевой G), а также къ серебренію по Бельшовскому. При всѣхъ этихъ методахъ пограничныя образованія *Polychaeta* окрашиваются типично для соединительной ткани, при чемъ эластическихъ волоконъ, добавлю я, констатировать въ нихъ мнѣ никогда не приходилось. Однако вопросъ этимъ окончательно не рѣшается, такъ какъ при указанныхъ методахъ совершенно сходно окрашивается или вся кутикула или, по крайней мѣрѣ, ея внутренніе, болѣе молодые слои.

Такимъ образомъ, кутикулярныя и соединительно-тканныя образованія оказываются въ этомъ отношеніи настолько близко стоящими другъ къ другу, что дифференцировка ихъ невозможна. Къ рѣшенію поставленнаго вопроса остается подойти съ нѣскольکو иной точки зрѣнія, а именно: въ неразсмотрѣнной еще мною группѣ *Hirudinea*, третьей на ряду съ *Polychaeta* и *Oligochaeta* вѣтви аннелидъ, имѣетъ мѣсто сильное развитіе соединительной ткани, такъ называемой мезенхимы тѣла. Выяснить ближайшія отношенія пограничныхъ образованій къ этой послѣдней, значило-бы въ то-же время опредѣлить ближайшую связь ихъ съ соединительной тканью.

Относительно сохранившей наиболѣе примитивныя среди пиявокъ черты организаціи *Acanthobdella peledina* Gr. я писалъ (1905, стр. 38): „Мезенхима тѣла“ этой формы „образована прозрачной, безцвѣтной, безструктурной галлертной массой, которая при различныхъ методахъ окраски почти не окрашивается или представляетъ лишь самые слабые оттѣнки—такъ при обработкѣ по Ванъ-Гизону она становится слабо розоватой. Однако подъ покровнымъ эпителиемъ, вокругъ мышечныхъ клѣтокъ и подъ целотеліальной выстилкой целомическихъ полостей мезенхима образуетъ тонкія пограничныя

пластинки, очень интенсивно красящіяся тѣми же красками, которыя въ другихъ мѣстахъ придаютъ ей едва замѣтные оттѣнки... Соединеніи между... пластинками въ большихъ размѣрахъ не наблюдается, однако довольно часто приходится видѣть, что одна изъ нихъ соединяется съ другой посредствомъ небольшихъ пленокъ или нитей, представляющихъ совершенно тотъ-же характеръ, что и сами пограничныя пластинки“.

Что касается соединительной ткани прочихъ пиявокъ, то у R. Leuckart'a (1894) мы находимъ слѣдующее (стр. 566): „Histologisch besteht das Bindegewebe der Hirudineen aus einer hellen, mehr oder minder weichen Substanzmasse, die nicht bei allen Arten, auch nicht an allen Körperstellen genau das gleiche Aussehen hat. Hier und da erscheint dasselbe völlig homogen und frei von weiteren Einlagerungen, in der Regel aber zeigt es eine deutlich fibrilläre Beschaffenheit. Die Fibrillen liegen bald in regelmässigen Zügen neben einander, bald auch sind sie netzartig unter sich in Verbindung... Bei näherer Untersuchung ergeben sich diese Fasern überall als dünne Ausläufer kleiner Kernzellen, die ein nur spärliches Protoplasma in sich einschliessen“. Совершенно гомогенной соединительная тканьъ является по R. Leuckart'у (стр. 563) у *Proclepsis tessellata* O. F. Müll.

Однако данныя I. Scriban'a (1910) нѣсколько иначе представляютъ соединительную тканьъ у этой формы (стр. 115). „Les cellules conjonctives à deux prolongements fibrillaires ainsi que celles qui en ont davantage, constituent tout le tissu conjonctif compris sous l'épiderme et entre les fibres musculaires du corps. Le reste du corps est rempli d'une substance qui, observée avec de puissants agrandissements, possède une structure réticulaire visible; on observe très rarement des cellules dans cette substance“. Хотя часто наблюденія I. Scriban'a очень не точны <sup>1)</sup>, въ данномъ

---

<sup>1)</sup> Чтобы не быть голословнымъ, укажу на такое абсурдное утверждение (стр. 44): «les fibres qui forment la musculaire longitudinale, parcourent toute la longueur du corps de l'animal, depuis la ventouse antérieure jusqu'à la ventouse postérieure... et s'insèrent sur la cuticule des deux ventouses»,

случаѣ онъ оказывается до нѣкоторой степени правъ—какъ у всѣхъ *Rhynchobdellida* вообще, такъ и у *P. tessellata* въ частности, въ соединительной ткани находятся клѣточные элементы съ двумя или большимъ числомъ отростковъ; но утверждение, что периферическая мезенхима *P. tessellata* состоитъ исключительно лишь изъ этихъ клѣтокъ, совершенно не соотвѣтствуетъ дѣйствительности: въ ней, какъ и во внутренней мезенхимѣ тѣла имѣется хорошо развитое галлертное основное вещество. Ретикулярное строение, приписываемое послѣднему I. Scribanomъ, мнѣ кажется, въ значительной мѣрѣ зависитъ отъ тѣхъ методовъ, которые примѣнялись имъ при фиксировкѣ объектовъ. Въ то время какъ на препаратахъ изъ матеріала, фиксированнаго дву-хромокислымъ кали съ уксусной кислотой, дѣйствительно имѣется нѣчто вродѣ ретикулярной структуры, на объектахъ изъ сулемы съ уксусной кислотой такая структура отсутствуетъ.

Что касается клѣтокъ и связанныхъ съ ними волоконъ въ соединительной ткани *Rhynchobdellida*, то для *P. tessellata* I. Scriban даетъ такую картину (стр. 113): „La cellule...

---

откуда слѣдуетъ, что мышечныя волокна у *Hirudo*, напр., «peuvent atteindre jusqu'à 15 centimètres de longueur, dimension énorme pour une cellule». Или (стр. 55): «la musculature du système nerveux chez l'*Haementeria costata* est constituée par une seule grande fibre musculaire qui pénètre dans le ganglion anal par le milieu de sa face ventral; ici, la fibre se ramifie plusieurs fois et les branches forment une anastomose dans la substance conjonctive du ganglion. Ces rameaux s'unissent ensuite de nouveau et constituent les fibres musculaires de la chaîne ganglionnaire. Sur les côtés des connectifs on peut observer les anastomoses très obliques qui unissent les fibres musculaires de la partie dorsale de la chaîne ganglionnaire avec les fibres musculaires de la partie ventrale. Le noyau de cette grande fibre musculaire ne se trouve pas dans le tronc principal; si nous suivons les rameaux qui se dirigent vers la chaîne ganglionnaire, nous observons de petites hernies allongées de sarco-plasma qui contiennent en elles un noyau ovale. Cette fibre musculaire est donc polynucléaire». Подобныя утверждения или открытія вновь уже ранѣе описаннаго, конечно, возможны лишь при поверхностномъ знакомствѣ съ литературой, примѣровъ чего въ работѣ I. Scriban'a, къ сожалѣнію, болѣе чѣмъ достаточно.



émet... un prolongement qui se colore en bleu intense par le carmin d'Indigo et qui offre l'aspect d'un fin tube capillaire en verre. Ces fibres sont élastiques (?), car très souvent elles sont tordues en spirale ou sont ondulées. Si nous observons une des fibres à un agrandissement puissant, nous voyons qu'elle présente une paroi bien constituée et une étroite cavité dans son axe. Cette paroi enveloppe le corps de la cellule, se continue sur la fibre opposée, formant également une paroi à celle-ci... Le protoplasma alvéolaire qui constitue le corps de la cellule, se continue également dans la fibre, constituant ainsi un axe de protoplasma alvéolaire". Это описаніе мнѣ кажется довольно правильнымъ, но оболочка, прикрывающая протоплазматическое тѣло клѣтки и ея отростки, безусловно не имѣетъ характера эластическихъ волоконъ по ея красочнымъ реакціямъ и, повидимому, представляетъ лишь уплотненный слой прилежащаго основного галлертнаго вещества, т. е. является пограничнымъ образованіемъ. Однако мои собственные наблюденія не были достаточно обширны, чтобы дать возможность вполне опредѣленно высказаться по этому поводу.

А. К о в а л е в с к і й (1900) относительно соединительной ткани *Haementeria costata* Müller указываетъ лишь (стр. 50), что она „consiste en un grand nombre de fibrilles qui se croisent dans certains points où on trouve les nucleus cellulaires et d'une substance tout-à-fait homogène disposée entre ces fibres“.

У Gnathobdellida въ соединительной ткани всегда находятся болѣе или менѣе хорошо развитыя волокна. Обычнымъ объектомъ изслѣдованій въ этой группѣ является *Hirudo medicinalis* L.; сходную волокнистость я наблюдалъ также у *Haemoris sanguisuga* Bergm. и у Herpobdellidae.

Мезенхима *H. medicinalis* L. образована 1) основнымъ безструктурнымъ веществомъ, 2) волокнами и 3) клѣточными элементами разнаго рода. Относительно основного вещества данныя различныхъ авторовъ сходны и очень кратки—это галлертная масса. Иначе обстоитъ дѣло съ волокнистыми образованіями, существованіе которыхъ констатируется всѣми. R. Lankester (1880), A. Bourne (1884), R. Leuckart (1894) видятъ въ волокнахъ лишь отростки клѣтокъ мезенхимы, проходящіе въ различныхъ направленіяхъ въ основ-

номъ безструктурномъ веществѣ. Эти-же волокна описываетъ К. Schneider (1902), но, отрѣшившись отъ взгляда, всегда связывавшаго волокна съ опредѣленными клѣточными элементами, онъ утверждаетъ, что это образованія неклѣточного характера.

Особнякомъ стоятъ данныя Л. Гахлова (1910), который, повидимому, совершенно упуская изъ виду описаніе мезенхимы *H. medicinalis*, данное К. Schneider'омъ, говоритъ (стр. 463): „Daß diese sog. Bindegewebsfasern Ausläufer von Bindegewebszellen sind oder aus solchen entstehen, darin stimme ich Lankester bei“. Однако описываемыя имъ волокна нѣсколько иного рода—(стр. 462) „Diese Fasern sind gewöhnlich hohl; nur für die feineren lässt sich dies schwer feststellen. Auf manchen Präparaten waren die kreisrunden Querschnitte dieser Röhrenfasern so ausserordentlich klar, dass über ihre Hohlheit kein Zweifel sein kann. Im lebenden Zustand müssen wir uns daher diese hohlen Fasern wohl mit Flüssigkeit oder Gallerte erfüllt denken. Die Fasern verzweigen sich häufig und bilden, indem sie an Drüsenzellen, Sinneszellen und andere Organe herantreten, scheidenartige Umhüllungen derselben. Sie steigen nur selten bis zu den Deckplatten der Epidermis auf. Zwischen den Epidermiszellen ist vielmehr nur Grundsubstanz vorhanden“.

Появившіяся одновременно съ изслѣдованіями Л. Гахлова данныя I. Scriban'a (1910) позволяютъ сблизить описанія разныхъ авторовъ, касающіяся соединительной ткани *H. medicinalis*. Онъ пишетъ (стр. 119), что клѣтки мезенхимы у *H. medicinalis* „ont la forme ovale, allongée et émettent des deux pôles deux prolongements qui s'éloignent sur une grande distance sans se diviser. Le protoplasma de ces cellules a une structure alvéolaire... Ce protoplasma alvéolaire du corps de la cellule se continue aussi dans l'axe des fibres qui partent de la cellule, si bien que là, nous trouvons une chaîne d'alvéoles... Un fait intéressant pour la structure de ces fibres est que l'on observe à la périphérie de celles-ci une couche épaisse de substance homogène, qui entoure de toutes parts la cellule et ses fibres... En réalité... cette couche est mince et forme à la périphérie des fibres comme une membrane, qui se colore intensivement en bleu par le carmin d'Indigo... La fibre conjonctive est formée de deux portions à structure, composition chimique et fonctions spéciales: 1) le protoplasma

alvéolaire constitue la partie trophique de la fibre, 2) quant à la couche périphérique, elle est élastique et c'est à elle, par conséquent, qu'est due la propriété d'élasticité. De même la propriété que possède le tissu conjonctif de se colorer électivement par certains couleurs est également due à cette couche élastique de la périphérie de la fibre“.

При изслѣдованіи мезенхимы *H. medicinalis* мнѣ пришлось убѣдиться, насколько различны могутъ быть картины въ зависимости отъ того, какою методъ фиксировки ткани былъ примѣненъ. Объекты, обработанные въ сулемѣ съ уксусной кислотой или въ жидкости Флемминга, не оставляютъ ни малѣйшаго сомнѣнія въ существованіи трубкообразныхъ волоконъ, описанныхъ Л. Гахловымъ и I. Scriban'омъ. Въ поперечномъ сѣченіи они бываютъ округлой или овальной формы, при чемъ во многихъ случаяхъ можно вполне ясно видѣть по срединѣ точкообразное скопленіе вещества, интенсивно красящагося въ розовый цвѣтъ по Ваппъ-Гизону и въ синій по Mallory, тогда какъ остальная часть сѣченія волокна или совсѣмъ не окрашивается или принимаетъ лишь слабѣе оттѣнки розоваго, герсп. синяго. Эта осевая нить посредствомъ пластинокъ, идущихъ по длинѣ трубкообразнаго волокна, соединяется съ наружной поверхностью послѣдняго, но на продольныхъ разрѣзахъ обыкновенно видны два тонкихъ контура наружной его поверхности и по срединѣ между ними болѣе толстое осевое волокно. Это послѣднее совершенно ускользнуло отъ наблюденій Л. Гахлова I. Scriban описываетъ его какъ протоплазматическіе отростки соединительно-тканыхъ клѣтокъ. Однако слѣдуетъ указать, что часто мнѣ приходилось наблюдать трубкообразныя волокна безъ осевой нити, и это обстоятельство, быть можетъ, говоритъ за возможность иного толкованія описанной мною картины.

Во внутренней мезенхимѣ тѣла трубчатые волокна довольно тонки, ходъ ихъ приближается къ продольному. По направленію къ продольнымъ мышцамъ они дѣлаются толще, и ходъ ихъ пучковъ различенъ, но преобладаютъ направляющіеся приблизительно въ поперечномъ направленіи. Проникая между группъ продольныхъ мышечныхъ волоконъ, они оплетаютъ эти группы, но между отдѣльныхъ мышечныхъ элементовъ каждой группы обыкновенно не встрѣчаются. Ходъ трубчатыхъ волоконъ въ продольной мускулатурѣ нѣсколько

наклонный, но приближается къ поперечному. То-же самое имѣетъ мѣсто затѣмъ въ периферической мезенхимѣ тѣла, при чемъ образуется система волоконъ, пересекающихся другъ съ другомъ подъ угломъ меньшимъ  $90^{\circ}$  съ вершиною, обращенною прямо въ покровному эпителию. Система эта бываетъ выражена въ разныхъ частяхъ тѣла съ бѣльшею или мѣньшею рѣзкостью, иногда-же почти совершенно ускользаетъ изъ глазъ. Подъ самымъ покровнымъ эпителиемъ трубчатая волокна истончаются и совершенно исчезаютъ. Съ подобнымъ явленіемъ мы встрѣчаемся съ другой стороны и во внутренней мезенхимѣ подъ энтодермальнымъ эпителиемъ кишечника. Здѣсь имѣется воилкообразное сплетеніе волоконъ, интенсивно красящихся въ синій цвѣтъ по Mallory и въ розовый по Ванъ-Гизону. Получается впечатлѣніе, что трубчатая волокна или настолько дѣлаются тонкими, что осевое волоконецъ совершенно заполняетъ поперечный разрѣзъ трубчатого волокна, или-же наружная стѣнка этого послѣдняго исчезаетъ.

При фиксировкѣ объекта въ сулемѣ или въ осміевой кислотѣ, а также при серебрѣніи по Ramon у Cajal'ю (иногда съ послѣдующей обработкой хлорнымъ золотомъ) картина мезенхимы *H. medicinalis* сильно разнится отъ описанной. Мы видимъ, что въ основномъ веществѣ пробѣгаетъ масса простыхъ нетрубчатыхъ волоконъ, какъ это описывалось R. Lankester'омъ, A. Bourne'омъ, R. Leuckart'омъ и K. Schneider'омъ. При сопоставленіи этой картины съ описаннымъ выше приходится притти къ выводу, что эти простые, нетрубчатые волокна представляютъ изъ себя лишь осевыя нити трубкообразныхъ волоконъ; наружная граница этихъ послѣднихъ или становится незамѣтной или разрушается. Въ живой мезенхимѣ *H. medicinalis* также наблюдается волокнистость, соотвѣтствующая, повидимому, трубкообразнымъ волокнамъ, а не отросткамъ клѣтокъ мезенхимы, какъ утверждаетъ I. Scriban.

Переходя къ отношеніямъ между волокнами и клѣтками мезенхимы *H. medicinalis*, приходится сказать, что дѣло здѣсь далеко неясно, однако нѣкоторые выводы безусловно можно сдѣлать. Во-первыхъ, лишь осевая нить трубчатого волокна можетъ представлять изъ себя отростокъ соединительнотканной клѣтки. R. Lankester, A. Bourne, R. Leuckart и I. Scriban даютъ въ этомъ случаѣ сходныя ука-

занія, однако К. S c h n e i d e r отрицаетъ всякую связь между указанными образоваціями, и дѣло будущаго изслѣдователя дать на этотъ вопросъ окончательный отвѣтъ <sup>1)</sup>). Во-вторыхъ, само трубкообразное волокно представляетъ лишь дифференцировку основного вещества соединительной ткани. Этотъ выводъ долженъ былъ сдѣлать Л. Г а х л о в ъ изъ того факта, что указанные волокна незамѣтно переходятъ въ галлертное основное вещество соединительной ткани или, сливаясь другъ съ другомъ, образуютъ оболочки разныхъ органовъ. Его утвержденіе, что „diese sog. Bindegewebbsfasern Ausläufer der Bindegewebbszellen sind oder aus solchen entstehen“ указываетъ лишь на то, какъ сильна предвзятая идея о роли клѣтки въ образованіи и дифференцировкѣ соединительно-тканыхъ волоконъ. Что касается изслѣдованій I. S c r i b a n 'a, то его выводъ (стр. 120), что „la structure des fibres conjonctives de l'*Hirudo* ressemble à ce'le de l'*H. tessellata*; dans les deux cas les fibres se présentent comme des tubes capillaires de verre, dont les parois se colorent intensivement par le carmin d'Indigo et qui comprennent dans leur axe des alvéoles protoplasmaticques“, можетъ служить подтвержденіемъ иного взгляда, а именно: я думаю, что у *Rhynchobdellida* и *Gnathobdellida* мы имѣемъ двѣ послѣдовательныя стадіи въ развитіи волоконъ соединительной ткани—какъ мы видѣли у *P. tessellata* основное вещество у соединительно-тканыхъ клѣтокъ и ихъ отростковъ уплотнено, но дифференцировки его въ видѣ трубчатыхъ волоконъ безусловно не происходитъ, у *H. medicinalis* такая дифференцировка уже имѣетъ мѣсто. Здѣсь безструктурное основное вещество распалось на рядъ трубкообразныхъ волоконъ, хотя этотъ процессъ въ нѣкоторыхъ частяхъ тѣла и не происходитъ, а сохраняется примитивное недифференцированное состояніе.

Итакъ, мезенхима всѣхъ *Hirudinea* представляетъ одну единую ткань, которая имѣетъ однако разные степени диф-

---

<sup>1)</sup> Я не имѣлъ возможности поставить изслѣдованія съ такой полнотой, чтобы разрѣшить вопросъ. Въ нѣкоторыхъ случаяхъ осевая нить, по видимому, переходила въ тѣло соединительно-тканной клѣтки, въ другихъ она соединялась съ тончайшими вѣтвями боціондальной ткани, на что указывалъ и R. L a n k e s t e r.

ференцировки въ разныхъ группахъ піявокъ. У *A. peledina* это безструктурная галлертная масса, лишь подъ покровнымъ и кишечнымъ эпителиями съ ихъ производными, подъ целомъ и вокругъ мышечныхъ волоконъ образующая пограничныя пластинки; у *Rhynchobdellida* въ ней уже имѣется особаго рѣда волокнистость, являющаяся, повидимому, результатомъ появленія пограничныхъ образованийъ у соединительно-тканыхъ клѣтокъ и ихъ отростковъ; у *Gnathobdellida*, наконецъ, къ этому присоединяется распаденіе основного вещества на отдѣльности въ видѣ трубчатыхъ волоконъ, заключающихъ въ себѣ образованія, соотвѣтствующія волокнамъ *Rhynchobdellida*. Во всѣхъ этихъ случаяхъ—я повторяю выводъ, уже сдѣланный мною ранѣе (1905, стр. 39)—волокнистость въ мезенхимѣ, повидимому, не является вслѣдствіе развитія фибриллярныхъ образованийъ на счетъ клѣтокъ мезенхимы, а представляетъ продуктъ дифференцировки основного безструктурнаго вещества.

Что касается пограничныхъ образованийъ, то у *Rhynchobdellida* они развиты сходно съ описаннымъ для *A. peledina* подъ покровнымъ и кишечнымъ эпителиями и ихъ производными, а также вокругъ мышечныхъ волоконъ, но являются вообще очень тонкими, а подъ покровнымъ эпителиемъ даже сравнительно рѣдко удается ихъ хорошо видѣть. Это обстоятельство, вѣроятно, слѣдуетъ поставить въ связь съ своеобразнымъ характеромъ означеннаго эпителия, клѣтки котораго почти до дистальной ихъ части бываютъ изолированы другъ отъ друга безструктурнымъ основнымъ веществомъ соединительной ткани. Въ еще бѣльшей степени описанное состояніе эпителия наблюдается у *Gnathobdellida*, гдѣ между клѣтками, почти подъ самой кутикuloй располагаются тончайшіе выросты целомическихъ полостей. Въ результатъ, у *H. medicinalis* мнѣ не приходилось встрѣчать пограничныхъ перепонокъ подъ покровнымъ эпителиемъ; лишь изрѣдка можно было подмѣтить нѣчто подобное пограничнымъ образованіямъ подъ эпителиемъ кишечника; совершенно отсутствовали они вокругъ мышечныхъ волоконъ. Такимъ образомъ, въ группѣ *Nirudinea* параллельно съ повышеніемъ дифференцировки соединительной ткани протекаетъ процессъ редукціи большинства пограничныхъ образованийъ.



Въ заключеніе слѣдуетъ сказать нѣсколько словъ относительно прикрѣпленія мышечныхъ волоконъ на покровномъ эпителии пиявокъ. У *Polychaeta* я могъ точно установить, что мышечныя волокна не проникаютъ въ эпителий, а всегда прикрѣпляются на субэпителиальной пограничной перепонкѣ, подстилающей эпителий. Совершенно то же самое имѣетъ мѣсто у *Hirudinea*, но ввиду своеобразнаго строенія покровнаго эпителия концы мышечныхъ волоконъ проходятъ здѣсь сплошь и рядомъ до дистальныхъ отдѣловъ эпителиальныхъ клѣтокъ. Такъ слѣдуетъ понимать картину, которая была мною дана для *A. peledina*, гдѣ я говорилъ (1905, стр. 20), что между эпителиальныхъ клѣтокъ „проникаютъ тончайшія концевыя развѣтвленія различныхъ мышцъ. Эти нѣжныя мышечныя волокна достигаютъ между клѣтокъ до самой кутивулы, гдѣ наконецъ исчезаютъ, повидимому, прикрѣпляясь въ послѣдней“. Къ такому же взгляду на дѣло приходятъ Б. Сукачевъ (1912, стр. 421 и т. д.) относительно *Branchellion torpedinis* Sav., I. Scriban (1910, стр. 58 и т. д.) относительно разныхъ *Rhynchobdellida* и Л. Гахловъ (1910, стр. 468) относительно *H. medicinalis*, при чемъ во многихъ случаяхъ въ клѣткахъ покровнаго эпителия были на соответственныхъ мѣстахъ констатированы структурныя образованія, сходныя, повидимому, съ опорными волокнами *Polychaeta* <sup>1)</sup>.

---

При сопоставленіи результатовъ, полученныхъ нами относительно соединительной ткани *Hirudinea*, съ тѣми данными, которыя были получены относительно пограничныхъ образованій *Polychaeta* и *Oligochaeta*, прежде всего слѣдуетъ отмѣтить фактъ, что пограничныя образованія пиявокъ представляютъ лишь дифференцировку основного безструктурнаго вещества ихъ мезенхимы. Въ такомъ случаѣ теряетъ всякое значеніе или, по крайней мѣрѣ, свою остроту вопросъ о

---

<sup>1)</sup> Не желая усложнять вопроса о строеніи соединительной ткани *Hirudinea*, я совершенно не коснулся строенія неврилеммы, которое было описано, напр., S. Arathy (1897) и D. Sanchez'омъ (1909), тѣмъ болѣе что какихъ-либо существенныхъ измѣненій оно, все равно, не вноситъ въ данную выше картину.

томъ, чему собственно гомологичны пограничныя образованія *Polychaeta* и *Oligochaeta*—всей-ли мезенхимъ пиявокъ или только ея пограничнымъ пластинкамъ? Я склоненъ допустить, что вся мезенхима *Hirudinea* является гомологомъ пограничныхъ образованій двухъ первыхъ группъ. Однако и другое рѣшеніе вопроса оказывается для нашихъ дальнѣйшихъ выводовъ имѣющимъ тотъ-же смыслъ, такъ какъ во всякомъ случаѣ ихъ пограничныя образованія мы должны считать гомологичными или всей мезенхимъ пиявокъ или ея части, т. е. видѣть въ нихъ образованія соединительнотканныя. Въ общемъ-же всякая пограничная пластинка является лишь уплотненнымъ слоемъ основного вещества, будетъ-ли онъ располагаться на границѣ массивнаго соединительнотканнаго слоя или имъ будетъ представленъ весь этотъ слой, безразлично. Слѣдовательно, у *Polychaeta* и *Oligochaeta* соединительная ткань нецелотеліальнаго происхожденія представлена пограничными образованіями.

Въ заключеніе мы можемъ обобщить факты, касающіеся соединительной ткани аннелидъ въ слѣдующемъ видѣ: у *Annelides* существуетъ единая соединительная ткань, вѣроятно, невлѣточного первоначально характера, образованная основнымъ безструктурнымъ веществомъ, содержащимъ бѣльшую частью волокнистыя образованія, которыя являются продуктомъ дифференцировки основного вещества, при чемъ у *Polychaeta* и *Oligochaeta* эта ткань представлена тонкими перепонками, пластинками или тяжами, тогда какъ у *Hirudinea* она является въ видѣ значительной массы т. наз. мезенхимы.

---

## Сравненія и выводы.

Закончивъ изслѣдованіе соединительнотканнхъ образований у *Annelides*, обращаюсь въ соединительной ткани какъ группъ ниже стоящихъ по ихъ организаціи, такъ и въ выше организованнымъ съ цѣлью выяснитъ ея генезисъ и общій характеръ у *Metazoa*. Эта цѣль обуславливаетъ съ одной стороны выборъ тѣхъ группъ животныхъ, которыя намъ слѣдуетъ разсмотрѣть, а именно: оставляя въ сторонѣ уклоняющіяся и аберрантныя, мы обратимъ особое вниманіе на тѣ группы, которыя представляютъ главнѣйшіе этапы по пути постепеннаго повышенія организаціи въ животномъ царствѣ. Такимъ образомъ, напр., *Porifera*, *Mollusca*, *Prosopygia*, *Echinodermata* мы совсѣмъ не будемъ касаться въ дальнѣйшемъ, но постараемся выяснитъ строеніе соединительной ткани у *Nemertini*, *Platodes* и *Coelenterata*. Съ другой стороны я не буду стремиться къ исчерпывающей обработкѣ литературы по этимъ группамъ, а выберу лишь существенное и позволяющее дать характеристику ихъ соединительной ткани.

---

Относительно немертинъ исходнымъ пунктомъ можно взять изслѣдованія А. Hubrecht'a (1887, стр. 62—68). Къ соединительнотканнмъ образованиямъ у нихъ этотъ авторъ относитъ базальную перепонку покровнаго эпителія, прослойки между мышечными пучками стѣнки тѣла и ткань, располагающуюся между этими послѣдними и кишечникомъ. Всѣ перечисленныя образования представляютъ „однообразную и непрерывную“ ткань студенистаго характера („gelatinous tissue“), подобную той, „которая у *Coelenterata* заполняетъ про-

странство между эпобластомъ и гипобластомъ“ и содержитъ разнообразныя включенія мышечнаго, волокнистаго и нервнаго характера.

Однако эта единая ткань является въ трехъ главныхъ модификаціяхъ, связанныхъ между собою рядомъ переходовъ. Первою изъ такихъ модификацій можно считать базальную перепонку покровнаго эпителія. Она совершенно гомогенна у *Palaeonemertini* и имѣетъ очень тонкую слоистость у *Norlonemertini*, если же мѣстами наблюдаются радіальныя волокна, то они оказываются или нервными, или „сократительными, или эластическими“. У *Schizonemertini* и *Eupolia* базальная мембрана выражена значительно менѣе рѣзко и представляетъ неправильную стріацію, тогда какъ наружная, вторичная базальная перепонка бываетъ гомогенной. Въ описываемой перепонкѣ у *Palaeonemertini* ядра встрѣчаются очень рѣдко, напротивъ у *Norlonemertini* мѣстами ихъ бываетъ много, но въ общемъ они всегда присутствуютъ, и галлертное вещество слѣдуетъ считать скорѣе всего межкѣлочнымъ основнымъ веществомъ описываемой ткани.

Вторая ея модификація представлена тканью, располагающейся между мышечными пучками стѣнки тѣла. Въ ней встрѣчаются ядра, но галлертное основное вещество очень редуцировано и, что характерно, имѣетъ стріацію почти во всѣхъ направленіяхъ. Наконецъ третьей модификаціей слѣдуетъ считать ткань, располагающуюся между мускулатурой и кишечникомъ. Это ткань съ обильнымъ гомогеннымъ основнымъ веществомъ, въ которомъ А. Hubrecht наблюдалъ тончайшую фибриллярность, и которое содержитъ кѣлки и производныя послѣднихъ—волокна.

Данныя А. Hubrecht'a почти полностью подтверждаются позднѣйшими описаніями О. Bürger'a (1895, стр. 216—222, 227, 228, 233; 1897, стр. 56—58, 63, 67, 68), который также подраздѣляетъ соединительнотканныя образованія немертянъ на три группы, основываясь главнымъ образомъ на топографическихъ отношеніяхъ. Онъ различаетъ, во-первыхъ, основной слой подъ покровнымъ эпителиемъ. Слой этотъ является „гіалиннымъ, галлертнымъ“, содержитъ различное количество ядеръ и пронизанъ тонкими волокнами. Ко второй группѣ относится собственно соединительная ткань, располагающаяся въ слояхъ мышцъ стѣнки тѣла и въ cutis

*Heteronemertini* и „близко родственная ткани основного слоя“. Это—галлерта съ малымъ количествомъ ядеръ, причѣмъ въ *cutis* она является то ввидѣ галлерты съ вѣтвистыми клѣтками, то содержитъ кольцевые и продольные, анастомозирующие другъ съ другомъ тяжи, то, наконецъ, сама образуетъ сѣтъ между железу *cutis*. Третій родъ соединительнотканнхъ образованій немертинъ—паренхима, располагающаяся внутри отъ кожно-мышечнаго мѣшка. Она „очень сходна“ съ собственно соединительной тканью, галлертообразна и, содержа ядра или ясно выраженные клѣточные элементы, не обнаруживаетъ никакой структурной дифференцировки. У нѣкоторыхъ формъ, какъ напр. у *Pelagonemertes*, она совершенно одинакова съ галлертой медузъ.

О соединительнотканнхъ элементахъ, которые *O. Bürger* (1895) описываетъ (стр. 215) въ покровномъ эпителии, и которые безусловно не относятся къ соединительнотканнмъ образованіямъ, я здѣсь не буду распространяться.

Отмѣтивши почти полное сходство данныхъ *A. Hubrecht* и *O. Bürger*, я долженъ указать, что описанія послѣдняго неизбѣжно приводятъ къ тому выводу, что гистологически и топографически принимаемые имъ виды соединительной ткани представляютъ одно цѣлое, какъ утверждалъ это и *A. Hubrecht*.

Выраженіемъ этого факта единства соединительной ткани немертинъ является подраздѣленіе соединительнотканнхъ образованій, проводимое *Th. Montgomery* (1897), дающимъ ихъ подробное описаніе. Онъ различаетъ (стр. 5) 1, соединительную ткань съ плотнымъ межкѣточнымъ веществомъ, 2, мезенхиму съ клѣтками, окруженными жидкостью, 3, чисто клѣточные паренхимы, пигментную ткань стѣнки тѣла, интракапсулярную ткань нервной системы и интерстиціальную ткань покровнаго эпителия.

Неизмѣнно присущей всѣмъ немертинамъ является соединительная ткань съ плотнымъ основнымъ веществомъ, которая въ тѣлѣ находится всюду—(стр. 34) „она образуетъ... базальную мембрану покровнаго эпителия тѣла, такъ же какъ базальныя перепонки всѣхъ другихъ эпителиевъ и эндотелиевъ (кровеносныхъ сосудовъ, нефридиевъ, хобота и риноцеля, но не кишки); типично она составляетъ также элементы между мышечными волокнами или мускульными пучками... неврилем-

мные слои нервной системы“; и (стр. 36) „мембраны гонадъ, повидимому всегда,—продуктъ“ соединительной ткани съ плотнымъ основнымъ веществомъ. Къ этому слѣдуетъ добавить, что почти у всѣхъ изслѣдованныхъ формъ Th. Montgomery указываетъ на присутствіе означенной ткани также между кишечникомъ и продольной мускулатурой, и его ограниченіе „но не кишки“ относится собственно только къ *Cerebratulus lacteus*.

Эта ткань, по Th. Montgomery (стр. 8—10), образована безструктурнымъ галлертнымъ основнымъ веществомъ, въ которомъ располагается бѣльшее или меньшее количество волоконцевъ, принадлежащихъ соединительнотканнымъ клѣткамъ. Послѣднія могутъ подвергаться дегенераціи, какъ напр. у *Cerebratulus* (стр. 14), но волоконца сохраняются.

Въ отличіе отъ соединительной ткани съ плотнымъ основнымъ веществомъ мезенхима Th. Montgomery распространена не у всѣхъ немертинъ—ея нѣтъ, напр. у *Tetrahymena*; и тамъ, гдѣ она имѣется, она расположена только между кишечникомъ и мышцами стѣнки тѣла. Для мезенхимы характерно, что ея клѣтки, образующія волокна, располагаются въ жидкости, представляющей изъ себя жидкость полости тѣла, и не выделяютъ ни межклеточнаго вещества, ни перепонокъ. Однако лишь у *Cerebratulus lacteus* Th. Montgomery находилъ рѣзкую дифференцировку мезенхимы и соединительной ткани съ плотнымъ основнымъ веществомъ; *Lineus gessnerensis* представляетъ уже нѣкоторую переходную стадію въ развитіи указанныхъ тканей, а именно: клѣтки мезенхимы, расположенныя въ жидкости полости тѣла, имѣютъ небольшое количество межклеточнаго вещества; у *Amphirogus*, наконецъ, названный авторъ не находитъ возможнымъ рѣшить, что имѣется налицо, жидкость-ли, характерная для мезенхимы, или галлерта, присущая соединительной ткани съ плотнымъ основнымъ веществомъ. Въ конечномъ выводѣ онъ полагаетъ (стр. 37), что „мезенхима по структурѣ болѣе примитивна, тѣсно приближаясь къ эмбриональной мезенхимѣ, и является, вѣроятно, родоначальной формой для соединительной ткани съ плотнымъ основнымъ веществомъ“.

Такимъ образомъ Th. Montgomery соединяетъ разные виды соединительной ткани, принимавшіеся А. Hubrecht'омъ и О. Bürger'омъ. Что касается чисто клѣточ-



ныхъ пигментной ткани стѣнки тѣла, интерстиціальной кровнаго эпителия и интракапсулярной въ нервной системѣ, то это образованія *sui generis*, неимѣющія ничего общаго съ описанными соединительнотканными образованіями. Сюда-же слѣдуетъ отнести и паренхиму, относительно которой Th. Montgomery пишетъ (стр. 35): „паренхима функціонируетъ какъ слой для взаимной трансфузіи жидкости ринхоцеля и крови“.

L. Böhmig (1898), основываясь на своихъ изслѣдованіяхъ надъ *Stichostemma* и *Geonemertes*, считаетъ раздѣленіе соединительной ткани на ткань съ плотнымъ основнымъ веществомъ и мезенхиму, какъ это сдѣлалъ Th. Montgomery, неестественнымъ и во многихъ случаяхъ не только труднымъ, но и невозможнымъ. Соединяя эти ткани, онъ предлагаетъ различать подгруппу съ обильнымъ межклеточнымъ веществомъ, куда относятся мезенхима и интермускулярная соединительная ткань, и подгруппу съ небольшимъ его количествомъ, куда относятся пластинчатые образованія: основной слой кожи и хобота, прослойки между кольцевыми и продольными мышцами послѣдняго, наружная и внутренняя неврилемма. Къ этой подгруппѣ L. Böhmig причисляетъ также основной слой кровеносныхъ сосудовъ и хоботковаго влагалища, изъ которыхъ въ первомъ ядрѣ совсѣмъ не встрѣчается.

Чисто формальное подраздѣленіе соединительной ткани, даваемое L. Böhmig'омъ, конечно, еще болѣе рѣзко выдѣляетъ ея единство и искусственность попытокъ раздѣлить неделимое. Что касается строенія этой ткани, то L. Böhmig въ противоположность Th. Montgomery утверждаетъ (стр. 489), что вязкое или галлертное основное вещество, въ которомъ различна обыкновенно мелкая зернистость или рѣже наблюдается полная гомогенность, отличается въ разныхъ частяхъ тѣла лишь по болѣе или менѣе значительному содержанию воды въ немъ и по степени сжатія другими тканями. Оно—продуктъ выдѣленія мезодермальныхъ клѣтокъ, которыя въ немъ располагаются и представлены, главнымъ образомъ, неподвижными элементами съ анастомозирующими другъ съ другомъ отростками и небольшимъ количествомъ свободныхъ клѣтокъ, отличающихся или полнымъ отсутствіемъ или слабымъ развѣтвленіемъ никогда неанастомозирующихъ отростковъ.

Работы О. Bürger'a и Th. Montgomery служат неизмѣннымъ образцомъ для послѣдующихъ описаній различныхъ авторовъ (напр. W. Coe, 1905). Бóльшую самостоятельностью отличаются данныя К. Schneider'a (1902). Подробно описывая (стр. 358, 359) соединительнотканная образования *Cerebratulus marginatus*, онъ различаетъ чисто клѣточную заполняющую ткань нервной системы безъ основного межклѣточного вещества и широко распространенную въ тѣлѣ животного соединительную ткань съ основнымъ веществомъ. Эту послѣднюю онъ подраздѣляетъ даѣе на основную ткань и энхимную, соответствующую паренхимѣ О. Bürger'a и мезенхимѣ Th. Montgomery. Она отличается гиалиннымъ основнымъ веществомъ съ небольшимъ количествомъ клѣтокъ, отростки которыхъ образуютъ нѣжную протоплазматическую сѣть въ основномъ веществѣ. У мышечныхъ слоевъ это послѣднее содержитъ „неясную, тонкую, волокнистовойлочную“ структуру, которую часто довольно трудно отличить отъ указанной выше плазматической сѣти. Такимъ образомъ получается переходъ къ основной ткани съ постоянной дифференцировкой тонкихъ волоконецъ, образующихъ густой войлокъ, въ которомъ располагаются отдѣльныя вѣтвистыя соединительнотканная клѣтки. Основная ткань даетъ нерѣзко выраженные пограничныя пластинки подъ энтодермальнымъ эпителиемъ и подъ эндотелиемъ, образуетъ оболочки отдѣльныхъ пучковъ мышечныхъ волоконъ и сильно развита въ cutis, мѣстами даже проникая между клѣтокъ покровнаго эпителия.

Подробнѣе останавливаться на заполняющей ткани нервной системы я здѣсь не буду, такъ какъ она собственно не входитъ въ кругъ изучаемыхъ нами образований, отмѣчу лишь, что отростки составляющихъ еѣ клѣтокъ, по К. Schneider'у, переходятъ въ отростки клѣточныхъ элементовъ основной ткани.

Въ заключеніе я укажу еще на выводы G. Wijnhoff'a (1910), вполне подтверждающіе представленіе о соединительнотканныхъ образованияхъ, какъ объ единомъ цѣломъ, а именно: онъ считаетъ элементы соединительной ткани повсюду въ тѣлѣ одинаковыми и поэтому предлагаетъ называть паренхимой немертинъ (стр. 453) „всякую соединительную ткань (исключая m. basalis), которая непронизана мышцами, т. е. только непрерывную соединительную ткань“.

Приведенныя выше данныя различныхъ авторовъ позволяютъ, мнѣ кажется, сдѣлать полную и ясную характеристику соединительной ткани немертинъ. Это—единая, непрерывная тканьъ, которая заполняетъ въ тѣлѣ животнаго все пространство между покровнымъ эпителиемъ и эпителиемъ кишечника, и въ которой заложены всѣ прочіе органы.

Расположеніе этихъ послѣднихъ обусловливаетъ общую топографію соединительной ткани. Какъ совершенно вѣрно было указано А. Hubrecht'омъ (1887) и О. Bürger'омъ (1895, 1897), она вполне естественно подраздѣляется на слѣдующіе три отдѣла: 1, соединительнотканый слой подъ покровнымъ эпителиемъ (базальная перепонка А. Hubrecht'a, основной слой О. Bürger'a), 2, система пластинчатыхъ образованийъ между мышечными пучками стѣнки тѣла (вторая модификація соединительной ткани А. Hubrecht'a, собственно соединительная ткань О. Bürger'a), 3, соединительнотканый слой подъ кишечнымъ эпителиемъ, т. е. располагающійся между мышцами стѣнки тѣла и эпителиемъ кишки (третья модификація соединительной ткани А. Hubrecht'a, паренхима О. Bürger'a, мезенхима Th. Montgomery (1897), энхимная ткань К. Schneider'a (1902).

Образована описываемая соединительная ткань основнымъ веществомъ, въ большинствѣ случаевъ содержащимъ клѣточные элементы и волокна. Само основное вещество является гіалиннымъ, галлертнымъ веществомъ и отличается въ разныхъ частяхъ тѣла лишь своей бѣльшею или меньшею конденсированностью, что L. Böhmig приписываетъ различному содержанію воды въ немъ и степени сжатія другими тканями. Красится оно типично для соединительной ткани въ розовый цвѣтъ по Ванъ-Гизону, въ синій по Mallory (кислый фуксинъ—фосфорно-молибденовая кислота—анилиновая, синь съ оранжевой G) и въ разные оттѣнки сѣраго до интенсивно-чернаго при серебрении по Бельшовскому въ модификаціи G. Raton'a, при чемъ, конечно, степень интенсивности окраски въ тотъ или другой цвѣтъ зависятъ отъ бѣльшей или меньшей конденсированности основного вещества.

Въ наименѣе конденсированномъ видѣ оно встрѣчается въ слое подъ кишечнымъ эпителиемъ, что даже дало поводъ Th. Montgomery говорить о существованіи у нѣкоторыхъ видовъ вмѣсто основного вещества здѣсь только жид-

кости полости тѣла. Однако вмѣстѣ съ большинствомъ авторовъ слѣдуетъ признать, что въ этой части соединительной ткани имѣется обильное основное вещество безъ всякой структурной дифференцировки; у *Pelagonemertes*, по О. В ü r g e r'у, оно совершенно сходно съ галлертой медузъ. Лишь А. Н u b g e s c h t наблюдалъ въ немъ тончайшую фибриллярность, что же касается указанія Л. В ö h m i g'а на мелкую зернистость, то весьма возможно, что въ этомъ случаѣ мы имѣемъ дѣло съ результатомъ методовъ обработки объекта.

Продольныя и кольцевыя мышцы стѣнки тѣла разбиваются прослойками соединительной ткани на отдѣльные, содержащія небольшое количество волоконъ мышечные пучки. Галлертное основное вещество въ этихъ прослойкахъ сильно редуцировано, такъ что получается система различной толщины пластинокъ. Для нихъ характерно разветіе волокнистой структуры, а именно: А. Н u b g e s c h t отмѣчаетъ въ нихъ стріацію въ различныхъ направленіяхъ; О. В ü r g e r находитъ кольцевые и продольные, анастомозирующіе другъ съ другомъ тяжи; Т h. М o n t g o m e r y указываетъ на присутствіе большаго или меньшаго количества волоконецъ, которыя онъ однако-же считаетъ принадлежащими клѣткамъ; К. S c h n e i d e r говоритъ о дифференцировкѣ толстыхъ волоконъ, образующихъ густой войлокъ. Я съ своей стороны могу сказать, что у *Carinella polymorpha* Rep., напр., мнѣ приходилось наблюдать строеніе разбираемыхъ пластинокъ совершенно одинаковымъ съ описаннымъ мною для субмускулярной перепонки Eunicidae, общая-же картина соединительнотканныхъ образованийъ почти не отличалась отъ имѣющей въ продольной мускулатурѣ *Onurhis conchilega* или Capitellidae.

Слой соединительной ткани подъ покровнымъ эпителиемъ бываетъ развитъ весьма различно — то это мощный пластъ, то тонкая пограничная перепонка, ускользящая въ концѣ концовъ изъ глазъ. G. W i j n h o f f, напр., констатируетъ ея присутствіе у *Cephalothrix linearis* и *C. filiformis*; у *C. rufifrons* онъ не могъ ея подмѣтить въ хвостовой части тѣла, тогда какъ на остальномъ протяженіи она хорошо развита. Галлертное основное вещество этого слоя бываетъ гораздо конденсированнѣе, чѣмъ въ соединительнотканномъ слое подъ эпителиемъ кишечника, при этомъ съ уменьшеніемъ толщины описываемаго слоя обычно увеличивается конденсированность

основного вещества. Относительно присутствія волокнистых структуръ въ немъ большинство авторовъ высказывается положительно: О. В ü r g e r находитъ, что этотъ слой пронизанъ тонкими волокнами; Th, M o n t g o m e r y замѣчаетъ въ немъ особенно большее число правильно расположенныхъ волоконцевъ, которыя въ дистальной его части сливаются другъ съ другомъ, при чемъ галлертное вещество совершенно исчезаетъ; К. S c h n e i d e r также констатируетъ волокнистость; наконецъ, въ этомъ смыслѣ, мнѣ кажется, слѣдуетъ понимать указаніе А. H u b r e c h t'a, что описываемый слой гомогененъ, но мѣстами въ немъ наблюдаются радіальныя волокна, какъ нервныя, такъ и „сократительныя или эластическія“. Мнѣ приходилось наблюдать въ этомъ слоѣ у *Carinella polymorpha* радіально проходившія волокна, которыя иногда представляли какъ бы продолженіе волоконцевъ соединительно-тканыхъ прослоевъ мускулатуры стѣнки тѣла. Кромѣ того есть указанія на существованіе слоистости въ описываемомъ отдѣлѣ соединительной ткани немертинъ, напр., А. H u b r e c h t констатируетъ ее у *Horlonemertini*, М. C r a v e n s и Н. H e a t h (1906, стр. 340) у *Nectonemertes* и т. д.

Заканчивая характеристику основного вещества соединительной ткани немертинъ, я долженъ указать еще на то, что на границѣ съ покровнымъ и кишечнымъ эпителиями, подъ нефроэпителиемъ, вокруг нервныхъ и мышечныхъ пучковъ, а также у полостей кровеносныхъ сосудовъ, ринхоцеля и гонадъ на счетъ основного вещества образуются пограничныя перепонки. Первая вполне точныя данныя о пограничныхъ образованіяхъ немертинъ мы имѣемъ лишь отъ К. S c h n e i d e r'a, который отмѣчаетъ, что основная соединительная ткань даетъ нерѣзко выраженные пограничныя пластинки подъ энтодермальнымъ эпителиемъ и подъ эндотелиями. Я могу подтвердить эти наблюденія К. S c h n e i d e r'a и обратить вниманіе на то, что во всѣхъ выше указанныхъ мѣстахъ у *Carinella polymorpha* имѣются пограничныя образованія, которыя вполне напоминаютъ картины пограничныхъ пластинокъ въ мезепхимѣ *Acanthobdella peledina*. Собственно они были констатированы уже Th. M o n t g o m e r y, какъ базальныя мембраны всѣхъ перечисленныхъ образованій (за исключеніемъ кишки), но этотъ авторъ не проводитъ еще разницы между соединительною тканью съ плотнымъ основнымъ

веществомъ и собственно пограничными образованіями, которыя могутъ получиться на границѣ какъ этой, такъ и любой другой модификаціи соединительной ткани, вѣроятно, путемъ уплотненія пограничнаго слоя основного вещества. То-же самое слѣдуетъ сказать о L. Böhmig'ъ, который, подраздѣляя соединительную ткань немертинъ на подгруппы съ обильнымъ количествомъ межклеточнаго вещества и съ малымъ его количествомъ, во вторую категорію относятъ какъ разъ пластинчатая соединительнотканная образованія: основной слой кожи и хобота, прослойки между кольцевыми и продольными мышцами послѣдняго, наружную и внутреннюю неврилему, основной слой кровеносныхъ сосудовъ и хоботковаго влагалища. Однако онъ вполне точно констатируетъ субэпителиальную пограничную перепонку въ основномъ слое покрова, какъ m. basalis этого послѣдняго.

Переходя къ клеточнымъ элементамъ соединительной ткани немертинъ, должно сказать, что клетки здѣсь наблюдались всѣми изслѣдователями. А. Hubrecht находилъ въ субэпителиальномъ слое покрова ядра у *Palaeonemertini* очень рѣдко, у *Nemertini* мѣстами въ большомъ количествѣ; онъ также встрѣчалъ ядра въ межмышечныхъ прослойкахъ; въ соединительнотканномъ слое подъ эпителиемъ кишечника онъ указываетъ присутствіе клетокъ и производимыхъ ими волоконъ. Таковы-же данныя O. Bürger'a. Th. Montgomery всюду въ соединительной ткани указываетъ на присутствіе клетокъ, производящихъ волокна. L. Böhmig даетъ болѣе подробныя и точныя описанія: всюду встрѣчающіяся клетки соединительной ткани бываютъ двухъ родовъ—это или неподвижные элементы съ анастомозирующими другъ съ другомъ отростками или встрѣчающіяся въ небольшомъ количествѣ свободныя клетки безъ отростковъ, а иногда съ неанастомозирующими отростками. Данныя K. Schneider'a сходны—въ соединительнотканномъ слое подъ эпителиемъ кишечника находятся въ небольшомъ количествѣ клетки съ отростками, образующими плазматическую сеть въ основномъ веществѣ; отдѣльныя вѣтвистыя клетки располагаются также въ другихъ мѣстахъ соединительной ткани. Совершенно такія-же отношенія я наблюдалъ у *Carinella polymorpha*, но здѣсь всюду встрѣчались еще клетки безъ отростковъ или съ небольшими неанастомозирующими отростками, какъ это опи-

сываль L. Böhlig. Эти послѣдніе элементы совершенно одинаковы съ элементами, находящимися въ кровеносныхъ сосудахъ, и на первый взглядъ рѣзко отличаются отъ вѣтвистыхъ клѣтокъ соединительной ткани немертинъ, но вполне возможно, что передъ нами только два крайніе члена ряда изменений одного и того-же элемента.

Однако въ нѣкоторыхъ отдѣлахъ соединительной ткани немертинъ приходится констатировать или очень малое количество клѣтокъ, или полное ихъ отсутствіе. Это наблюдается главнымъ образомъ въ слоеъ подъ покровнымъ эпителиемъ. Такъ Th. Montgomery находитъ ихъ крайне мало въ указанномъ слоеъ у *Amphiporus virescens* и объясняетъ этотъ фактъ дегенераціей сначала бывшихъ здѣсь клѣточныхъ элементовъ; также общую дегенерацію клѣтокъ соединительной ткани онъ приписываетъ *Cerebratulus*. Сходно съ нимъ L. Böhlig считаетъ характернымъ для указаннаго слоя *Metanemertini* дегенерацію клѣточныхъ элементовъ. Нѣкоторые авторы, напр. M. Craven и H. Heath для *Nectonemertes*, просто находят этотъ слой лишеннымъ клѣтокъ. Мнѣ приходилось наблюдать у *Carinella* крайне неравномерное распределение клѣтокъ въ немъ, такъ что мѣстами получалось впечатлѣніе, какъ будто онѣ вовсе отсутствуютъ, и я склоненъ допустить, что дѣйствительно ихъ можетъ совершенно не быть, не притягивая сюда для объясненія дегенераціи. Этотъ процессъ является крайне проблематичнымъ и принимается Th. Montgomery и L. Böhlig'омъ, повидимому, болѣе для объясненія происхожденія значительныхъ массъ основного вещества, такъ какъ общепринятымъ мнѣніемъ было, что образованіе этого вещества происходитъ на счетъ соединительно-тканыхъ клѣтокъ.

Въ заключеніе остается сказать нѣсколько словъ о происхожденіи волокнистыхъ структуръ въ соединительной ткани немертинъ. Несомнѣнно, во первыхъ, что здѣсь имѣются клѣтки съ хорошо развитыми отростками, и въ слоеъ подъ кишечнымъ эпителиемъ онѣ образуютъ настоящую плазматическую сѣть въ основномъ веществѣ. Въ этомъ всѣ авторы вполне единодушны. Во-вторыхъ, я считаю настолько-же несомнѣннымъ присутствіе волокнистыхъ образований неклѣточного характера главнымъ образомъ въ соединительно-тканыхъ прослойкахъ мускулатуры стѣнки тѣла, въ меньшей степени въ



субэпителиальномъ слоѣ покрова. Данныя K. S c h n e i d e r'a и приведенныя выше мои наблюденія въ этомъ отношеніи вполне сходны; въ этомъ смыслѣ слѣдуетъ понимать указаніе A. H u b r e c h t'a на присутствіе стріаціи въ основномъ веществѣ, такъ-же какъ продольныхъ и кольцевыхъ тяжей O. B ü r g e r'a. Лишь Th. M o n t g o m e r y вполне опредѣленно признаетъ указанныя волокна за принадлежащія соединительно-тканнымъ клѣткамъ. За неклѣточный характеръ этихъ волокнистыхъ структуръ, мнѣ кажется, должно говорить ихъ отсутствіе въ соединительно-тканномъ слоѣ подъ эпителиальнымъ эпителиемъ, гдѣ находятся тѣ же клѣточные элементы и даже въ большомъ количествѣ, что и въ прослойкахъ среди мышечной стѣнки тѣла.

Обобщая рассмотренные факты, мы можемъ сказать, что у немертинъ существуетъ единая соединительная ткань, образованная основнымъ безструктурнымъ веществомъ, содержащимъ болѣею частью волокнистыя образованія, которыя являются продуктомъ дифференцировки основного вещества наряду съ пограничными перепонками. Она располагается или въ видѣ пластинчатыхъ прослоекъ или значительными массами. Клѣточные элементы въ ней почти всегда присутствуютъ, производя особыя структуры своими отростками, но этимъ не исключена возможность неклѣточного первоначально характера описываемой ткани. Изъ сказаннаго слѣдуетъ почти полное ея сходство съ соединительной тканью Annelides, разница лишь въ ея клѣткахъ и ихъ отношеніяхъ.

---

Переходя къ соединительной ткани турбеллярій, я останавлиюсь сначала болѣе подробно на соединительно-тканныхъ образованіяхъ Tricladida, какъ на сравнительно хорошо изученныхъ и бывшихъ предметомъ тщательныхъ изслѣдованій нѣсколькихъ изъ современныхъ авторовъ.

Большинство изслѣдователей традиціонно описываютъ отдѣльно соединительную ткань, называемую обычно паренхимой или мезенхимой, и отдѣльно m. basalis или m. basilaris. Только R. J a n d e r (1897), K. S c h n e i d e r (1902) и И. З а б у с о в ъ (1911), послѣдовательно проводя свои взгля-

ды, даютъ описаніе базальной мембраны въ общемъ описаніи соединительной ткани.

Что касается распространенія *m. basillares* въ тѣлѣ *Tricladida*, то такая мембрана—лишь К. Schneider (1902, стр. 306) называетъ её пограничной пластинкой—констатируется всѣми авторами подъ покровнымъ эпителиемъ; кромѣ того можно считать безспорнымъ ея существованіе подъ эпителиемъ кишечника, какъ это устанавливають К. Schneider (для *Dendrocoelum lacteum*), L. Böhmig (1906, для *Tricladida maricola*), I. Wilhelmi (1909, „*m. propria*“ для *Tricladida maricola*) и И. Забусовъ (1911, „*m. terminans*“<sup>1)</sup> для р. *Sorocelis*), а также имѣются указанія на ея присутствіе въ различныхъ частяхъ половыхъ органовъ, напр. К. Крстанови́с, 1898, для *Geoplana sieboldi*, К. Schneider и И. Забусовъ. Въ заключеніе приведу слова И. Забусова (ор. cit., стр. 95): „Думаю, что различныя *tunicae propriae*, описываемыя у различныхъ органовъ планарій, на дѣлѣ представляютъ собой *membranae terminantes*“.

Относительно структуры указанныхъ пограничныхъ мембранъ прежде всего слѣдуетъ отмѣтить ихъ неклѣточность, такъ какъ всѣ авторы единодушно указываютъ на отсутствіе въ нихъ клѣтокъ или ядеръ. Далѣе большинство изслѣдователей находятъ эти образованія гомогенными (W. Woodworth, 1891, К. Крстанови́с, 1898, И. Забусовъ, 1911), другими словами выражаясь, гіалинными (I. Wilhelmi, 1909) или безструктурными (L. Böhmig, 1906). Однако уже J. Jjima (1884), первый давшій правильное описаніе пограничной мембраны покровнаго эпителия *Tricladida*, находилъ её иногда гомогенной, иногда тонко гранулярной, какъ (стр. 375) „слой галлертнаго вещества особенной консистенціи“. То же самое отмѣчаетъ Г. Шишковъ (1892), видѣвшій пограничную мембрану на разрѣзахъ гомогенной, а *in toto* гранулярной. По L. Graff'у (1899) у наземныхъ планарій она представляется (стр. 52) ввидѣ „тонко гранулярной линіи“. Хотя нѣкоторые авторы опредѣленно указываютъ, что зернистости въ описываемыхъ образованіяхъ не находили

---

<sup>1)</sup> Употребленіе термина нѣсколько неправильное, такъ какъ *m. terminantes* по F. Merkle'ю (1909)—только эмбриональныя пограничныя образованія.

(W. W o o d w o r t h, И. З а б у с о в ъ), однако изъ приведенныхъ данныхъ слѣдуетъ заключить, что пограничныя мембраны *Tricladida* выглядятъ или гомогенными или тонко гранулярными, но основной разницы въ структурѣ это совершенно не обуславливаетъ. Къ тому же въ данномъ случаѣ намъ совершенно неизвѣстно, какъ могла здѣсь дѣйствовать на ткань та или иная фиксировка, та или иная окраска объекта.

Иного рода структурныя особенности отмѣчаетъ L. B ö h m i g (1906, стр. 382) въ пограничной мембранѣ *Procerodes ulvae*, гдѣ онъ наблюдалъ сѣть изъ тонкихъ волоконцевъ, въ промежуткахъ которой находилось небольшое количество основного гомогеннаго вещества. I. W i l h e l m i (1909, стр. 167) относительно этой планаріи указываетъ, что пограничная мембрана иногда бываетъ спонгиозно-гранулярной и только дистально покрыта гранулярнымъ слоемъ; основного вещества въ сѣти онъ не могъ замѣтить. Также И. З а б у с о в ъ (1911, стр. 93) указываетъ для *Sorocelis nigrofasciata*, „что т. basilaris (на горизонтальныхъ поверхностныхъ разрѣзахъ) имѣетъ видъ нѣжной сѣточки, образованной густымъ сплетеніемъ тончайшихъ фибриллъ“. R. J a n d e r (1897, стр. 178), а также Н. M i c o l e t z k y (1907), P. S t e i n m a n n (1909) считаютъ пограничныя мембраны только „повидимому безъ пустотъ“ („lückenlos“), видя въ нихъ лишь периферическій уплотненный слой петливой по строенію мезенхимы. Наконецъ I. W i l h e l m i (1909) находитъ въ описываемыхъ образованияхъ продольную полосатость, а также особо дифференцированный, тонкій дистальный слой, который онъ принимаетъ за особую мембрану.

Если мы припомнимъ картину пограничной пластинки *Polyschaeta* при обычныхъ методахъ фиксировки и окраски, то вмѣстѣ съ L. Z ü r c h e r 'омъ (1909) можемъ назвать её „гомогенной мембраной“ или подмѣтимъ лишь изрѣдка полосатость или волокнистость; но та же мембрана при обработкѣ по Бельшовскому въ употреблявшейся мною модификаціи S. R a t o n 'а оказывается, какъ мы видѣли, содержащей густую сѣть тонкихъ волоконцевъ. Разницей въ обработкѣ или, какъ говоритъ И. З а б у с о в ъ (1911, стр. 94), „степенью удачной консервировки“ я полагаю, можно объяснить и разницу въ структурѣ пограничныхъ мембранъ *Tricladida*. Этимъ однако

я вовсе не исключаю возможность существованія у этихъ формъ какъ гомогенныхъ мембранъ, такъ и содержащихъ сѣть волокопецъ—примѣры того и другого мы видѣли и у Polychaeta.

Огмѣчу еще, что толщина пограничныхъ мембранъ Tricladida бываетъ довольно различна, но обыкновенно незначительна; части эпителиальныхъ клѣтокъ, железистые элементы и нѣкоторые каналы (R. Jander, L. Graff, K. Schneider, I. Wilhelmi, И. Забусовъ и т. д.) пронизываютъ пограничныя мембраны, а концы мышечныхъ клѣтокъ прикрѣпляются на ихъ проксимальной поверхности (R. Jander, H. Micoletzky, I. Wilhelmi, A. Weiss, 1910, H. Seidl, 1911); дистальная поверхность пограничныхъ мембранъ можетъ быть ровная (I. Ijima, Г Шишковъ, K. Krsmanović, L. Böhmig) или снабжена небольшими выростами между базальныхъ частей клѣтокъ эпителія (L. Böhmig, H. Micoletzky, A. Weiss, H. Seidl); точно также и проксимальную поверхность нѣкоторые авторы (Г Шишковъ, K. Krsmanović, L. Graff, I. Wilhelmi) находятъ ровной, другіе (W. Woodworth, L. Böhmig, И. Забусовъ) снабженной выступами.

Начиная съ 80-хъ годовъ прошлаго столѣтія, слѣдуетъ считать установившимся тотъ взглядъ, что пограничныя мембраны представляютъ производное мезенхимы Tricladida, лишь W. Woodworth (1891, стр. 21) видитъ въ нихъ продуктъ эпителія. Не подлежитъ, дѣйствительно, сомнѣнію, что эти образованія соединительно-тканнаго характера—они окрашиваются характернымъ образомъ въ красный цвѣтъ по Ванъ-Гизону (K. Krsmanović, K. Schneider, И. Забусовъ) и въ синій по Mallory (И. Забусовъ). „Бросается въ глаза“, говоритъ I. Wilhelmi (1909, стр. 168), „что“ пограничная мембрана отъ рубинаммоніумпикрата „даетъ то же окрашиваніе, какъ и протоплазматическая ткань паренхимы“. Однако этимъ вопросъ о происхожденіи разбираемыхъ образованій на счетъ мезенхимы или эпителія не рѣшается. Лишь за то, что передъ нами компонентъ соединительной ткани говоритъ тотъ фактъ, что во многихъ случаяхъ пограничныя мембраны стоятъ въ непосредственной связи съ мезенхимной соединительной тканью. Такъ R. Jander (1897, стр. 179) находитъ подъ наружнымъ эпителиемъ глотки по-

граничную пластинку съ многочисленными тонкими отверстиями, отъ которой отходят много пластинокъ, принимающихъ участіе въ образованіи соединительной ткани. К. К r s t a p o v i ć (1898, стр. 183) описываетъ, что у *Geoplana sieboldi* пограничная мембрана копуляціоннаго аппарата проксимально даетъ „многочисленные полосы“, переходящія въ соединительнотканная волокна. Л. B ö h m i g (1906, стр. 382) наблюдалъ, что отъ внутренней поверхности пограничной мембраны покровнаго эпителія отходятъ волокна, которыя устанавливаютъ связь съ мезенхимой“, и сама мембрана представляетъ „лишь пограничный слой этой ткани“. Такой-же точно взглядъ на пограничныя мембраны, какъ мы уже видѣли, былъ высказанъ R. J a n d e r'омъ, а за нимъ Н. M i c o l e t z k y'мъ и Р. S t e i n m a n n'омъ. Наконецъ К S c h n e i d e r и И З а б у с о в ъ, не описывая конкретныхъ фактовъ соединенія пограничныхъ мембранъ съ соединительной тканью, вполне опредѣленно высказываются за ихъ анатомическую связь съ этой послѣдней.

Относительно строенія соединительной ткани *Tricladida* взгляды изслѣдователей довольно значительно расходятся. такъ что И. З а б у с о в ъ (1911, стр. 69) находитъ возможнымъ сказать, что „до сихъ поръ отсутствуютъ какія-либо общія соображенія и данныя, которыя позволяли-бы свести разнообразныя воззрѣнія воедино и нарисовать картину постепенной дифференцировки мезенхимы“. Однако и теперь можно повторить слова Л. G r a f f'a (1899, стр. 90), что факты въ значительной мѣрѣ однообразны. Всѣ изслѣдователи описываютъ наиболѣе распространенный типъ соединительной ткани *Tricladida* какъ особаго рода ретикулярную ткань, въ пустотахъ которой находится гомогенное или мелкозернистое вещество (Л. B ö h m i g), энхима (К. S c h n e i d e r) или перивисцеральная жидкость (I. U d e, 1908, I. W i l h e l m i), а также особаго рода клѣточные элементы, представляющіе для насъ особаго интереса.

Взгляды на строеніе ретикулярной ткани довольно различны. R. J a n d e r (1897, стр. 176) распредѣляетъ ихъ въ три категоріи: по первому взгляду ретикулярная ткань образуется только соединительно-тканными волокнами, по второму, ткань эта состоитъ только изъ клѣтокъ, по третьему, она образована тѣми и другими элементами.

Первое воззрѣніе имѣетъ въ настоящее время лишь историческое значеніе и поддерживалось Р. Hallez (1879) и А. Wendt'омъ (1888). Дальнѣйшія изслѣдованія показали его полную несостоятельность. Второй взглядъ, по которому соединительнотканная сѣть образована развѣтвленными, соприкасающимися своими отростками клѣтками, съ интерцеллюлярными полостями между ними, поддерживался I. Ijima'ой, W. Woodworth'омъ, Г. Шишковымъ, К. Krstapanović'емъ, а въ послѣднее время Н. Micoletzky'мъ, I. Wilhelmi, А. Weiss и Н. Seidl'емъ.

Наиболѣе обоснованнымъ однако является воззрѣніе, развитое R. Jander'омъ (1897, стр. 177—178). Основываясь на препаратахъ, окрашенныхъ гематоксилиномъ и Orange G, онъ могъ установить, что соединительная ткань *Pr. ulvae* и прѣсноводныхъ планарій состоитъ изъ петлистого остова, образованнаго интерцеллюлярнымъ основнымъ веществомъ. Пустоты въ петляхъ этой ткани различной величины: чѣмъ ближе въ периферіи, тѣмъ онѣ меньше, и, наконецъ, пограничныя образованія—лишь „повидимому“ лишенный пустотъ слой этой ткани. На внутренней поверхности глотки, также на наружной поверхности реніс *Dendrocoelum lacteum* подъ эпителиемъ до образованія настоящей пограничной пластинки дѣло не доходитъ, а есть лишь узкопетлистый пограничный слой соединительной ткани. Каждое мышечное волокно имѣетъ оболочку изъ этого-же интерцеллюлярнаго основного вещества. Клѣтки съ отростками, выделяющія основное вещество, располагаются въ самыхъ балкахъ соединительно тканнаго остова. Взглядъ R. Jander'a вполне раздѣляютъ F. Störrenbrink (1905), L. Böhmig (1906), I. Ude (1903), P. Steinmann (1909).

Нѣсколько иначе описываетъ строеніе соединительной ткани К. Schneider (1902, стр. 307). У *Dendrocoelum lacteum* соединительная ткань, заполняющая въ тѣлѣ все пространство между органами и одѣвающая каждое отдѣльное мышечное волокно, представляетъ, по словамъ К. Schneider'a, „крайне тонкую, пластинчатую“ сѣть, которая образована состоящимъ изъ вѣтвистыхъ клѣтокъ плазматическимъ reticulum'омъ и гомогеннымъ основнымъ веществомъ, соединяющимъ волокна reticulum въ пластинчатая образованія и

выдѣляемымъ клѣтками послѣдняго въ минимальныхъ количествахъ. Исключеніе представляютъ пограничныя пластинки, состоящія главнымъ образомъ изъ основного вещества. Границы соединительнотканнхъ клѣтокъ можно подмѣтить лишь въ исключительныхъ случаяхъ. Какъ видно изъ этихъ данныхъ, разница во взглядахъ R. Jander'a, L. Böhmig'a и т. д. съ одной стороны и K. Schneider'a съ другой сводится къ констатированію послѣднимъ у *Dendrocoelum laeteum* лишь минимальныхъ количествъ основного вещества и объясняется, быть можетъ, только разными формами, служившими объектами изслѣдованій, а соотвѣтственно и нѣкоторой разницей въ развитіи основного вещества у нихъ.

И. Забусовъ (1911) вполне примыкаетъ къ K. Schneider'у. Онъ формулируетъ свои взгляды такъ (стр. 89): „кромѣ клѣтокъ составной частью мезенхимы *Tricladida* служитъ межкѣлочное вещество, представляющее собой продуктъ выдѣленія самихъ клѣтокъ“ и отличающееся характерной окраской въ синій цвѣтъ по Mallory. „Подтверждая... данныя Яндера (1897), К. К. Шнейдера (1902), Бёмига (1906) и его учениковъ... и Штейнманна (1909), что межкѣлочное вещество участвуетъ въ образованіи мезенхиматозной соединительной ткани, я не могу согласиться съ названными авторами, что у *Paludicola* это участіе особенно существенно въ виду образованія межкѣлочнымъ веществомъ главной массы reticuli. Въ сравнительно небольшомъ количествѣ межкѣлочное вещество находится между отдѣльными элементами основной мезенхимы, принимая участіе послѣ частичнаго разрушенія послѣднихъ въ построеніи системы пластинокъ и перекладинъ. Въ наибольшемъ-же количествѣ межкѣлочное вещество встрѣчается въ видѣ т. н. *membrana basilaris* и тонкихъ *membranae propriae* или *terminantes*, образующихся вокругъ всякаго органа, находящагося въ мезенхимѣ или граничащаго съ ней“ Признавая такимъ образомъ широкое распространеніе межкѣлочнаго вещества, И. Забусовъ подчеркиваетъ (стр. 95), „что не видѣлъ никакого замѣтнаго участія послѣдняго въ формированіи мезенхиматознаго reticuli, какъ это указывалъ Яндеръ и его послѣдователи, и, соглашаясь съ Вильгельми, готовъ признать, что, если гдѣ и образуется у планарій ретикулярная соединительная ткань, то въ образованіи ея главное участіе припи-



мають сами клітки“ Однако всего ближе, какъ видно, воззрѣнія И. Забусова примыкають къ К. Schneider'у.

Что касается тѣхъ изъ современныхъ изслѣдователей, которые совершенно отрицають интерцеллюлярное основное вещество въ соединительной ткани *Tricladida*, то А. Weiss и Н. Seidl, повидимому, не пользовались при своихъ работахъ необходимыми для этого методами, а I. Wilhelmi не получилъ удовлетворительныхъ результатовъ при ихъ примѣненіи; на это указываетъ также и цитированное мною его замѣчаніе, что при окраскѣ рубинаммоніумпикратомъ протоплазма соединительнотканвыхъ клітокъ окрашивается одинаково съ *m. basalis*.

Я не буду вдаваться въ разборъ нѣкоторыхъ деталей, являющихся спорными у нѣкоторыхъ изъ цитированныхъ авторовъ, а перехожу къ другимъ типамъ соединительной ткани *Tricladida*.

Уже I. Ijima (1884) могъ утверждать, что эмбриональная соединительная ткань *Tricladida* образована плотной массой клітокъ или ясно отграниченныхъ другъ отъ друга, или представляющихъ синцитій, но Е. Matthiescn (1904) видитъ въ этой ткани ясно отграниченныя клітки. Е. Шульцъ (1902) принимаетъ регенерирующую соединительную ткань *Tricladida* за синцитій, близкій къ изолированному состоянію входящихъ въ него элементовъ. Наконецъ, Л. Böhmig (1906) и у взрослыхъ нормальныхъ *Tricladida maricola* мѣстами находилъ соединительную ткань ввидѣ богатаго ядрами синцитія съ разной величины вакуолями; рядомъ располагались участки ткани съ веретеновидными клітками, а далѣе уже шла соединительная ткань съ развѣтвленными клітками.

На основаніи изслѣдованій богатаго матеріала р. *Sorocelis* и другихъ байкальскихъ планарій И. Забусовъ (1911) приходитъ какъ и Л. Böhmig къ выводу, что „мезенхима полиморфна. измѣняя свое строеніе въ зависимости отъ вида планарій и отъ возраста индивидуумовъ“. По степени дифференцировки клітокъ онъ различаетъ (стр. 80) „пять типовъ строенія основной кліточной ткани: 1) ткань изъ пузырьковидныхъ клітокъ (пузырчатокліточную)“ у *Ritacephalus pulvinar*, *Sorocelis grisea*, *S. ussowii*, *S. fungiformis*, *S. nigrofasciata*, *S. hepatizon*, „2) синцитіевидную

мезенхиму“ у *R. pulvinar* и *S. alba*, „3) ретикулярную мезенхиму, происшедшую изъ синцитія“ у *S. alba*, „4) ретикулярную ткань, развившуюся на почвѣ увеличенія объема межклеточныхъ пространствъ пузырчатоклеточной ткани“ у *S. grisea* и *S. guttata*, „5) рыхлую волокнистую ткань“ у *S. gariaewi*, *Procotyla baicalensis* и *Bdellocephala angarensis*. Первые три типа можно соединить въ одну группу съ интерцеллюлярными пустотами. „Первоначально мезенхима состояла“, говоритъ И. Забусовъ (стр. 78), „изъ плотно лежащихъ другъ около друга пузырчатыхъ клетокъ. Послѣднія не подвергаясь какой-либо дифференціаціи, какъ это бываетъ въ другихъ случаяхъ, слились между собой въ тонкозернистый синцитій, въ которомъ начали появляться мелкія вакуоли. По мѣрѣ умноженія и увеличенія объема этихъ вакуоль изъ синцитіевидной ткани произошла ретикулярная, при чемъ ядра скопились—въ узлахъ... по нѣскольку сразу“—обстоятельство, не позволяющее думать, „что ретикулярная мезенхима здѣсь состоитъ изъ звѣздчатыхъ клетокъ, соединяющихся между собой отростками“. 4. и 5. типы соединительной ткани И. Забусова соотвѣтствуютъ отношеніямъ, описываемымъ большинствомъ авторовъ и приведеннымъ мною выше. Но какъ бы ни представлять себѣ строеніе соединительной ткани *Tricladida*, разобранные мною взгляды на присутствіе и распространеніе интерцеллюлярнаго основнаго вещества этимъ не измѣняются—подъ покровнымъ эпителиемъ, подъ эпителиемъ кишечника, а также вокругъ мышечныхъ волоконъ и всѣхъ органовъ, располагающихся въ мезенхимѣ, существуютъ пограничныя образованія неклеточнаго характера, подобныя-же пластинки и волокна развиты въ той или иной степени и въ самой соединительной ткани мезенхимы.

Если на основаніи существующихъ изслѣдованій мы могли составить себѣ въ достаточной мѣрѣ полное и точное представленіе о соединительнотканыхъ образованіяхъ *Tricladida*, то нельзя сказать того-же относительно литературныхъ данныхъ по *Rhabdocoelida* и *Polycladida*. Они не позволяютъ создать хоть сколько нибудь точную картину описываемыхъ образованій ввиду того, что работы были произведены безъ примѣненія современныхъ методовъ спеціального изслѣдованія соединительной ткани, и, по примѣру А. Lang'a (1884, стр. 84), приходится отказаться даже отъ критическаго

сопоставленія имѣющихся литературныхъ данныхъ. Однако и у *Rhabdocoelida* и у *Polycladida* можно точно установить одно общее положеніе—соединительнотканная образованія здѣсь состоятъ 1, изъ собственно соединительной ткани тѣла и 2, пограничныхъ образованій. Изъ послѣднихъ *m. basalis* покровнаго эпителія констатирована у всѣхъ *Rhabdocoelida* и *Polycladida*, при чемъ ея неклеточная структура является почти общимъ правиломъ. Я не буду повторять мастерского сопоставленія литературы относительно *m. basalis* *Rhabdocoelida*, даннаго L. Graff'омъ (1908, стр. 2030—2031), добавлю лишь, что N. Hofsten (1907) констатировалъ *m. basalis* и у *Bothrioplana*, относительно которой L. Graff долженъ былъ на основаніи имѣвшихся изслѣдованій допустить возможность ея отсутствія. Въ общемъ, если указать еще на нѣкоторые случаи слоистости базальной мембраны (L. Böhmig 1890, O. Fuhrmann 1898), тѣ выводы, къ которымъ мы пришли относительно строенія пограничныхъ образованій *Tricladida*, могутъ быть вполне перенесены и на *m. basalis* *Rhabdocoelida*.

Чрезвычайно скудны данныя относительно строенія *m. basalis* у *Polycladida*—даже въ такомъ вопросѣ, какъ клеточны или неклеточны эти образованія, трудно занять определенное положеніе. Въ то время какъ A. Lang (1884) описываетъ и изображаетъ хорошо развитыя клетки базальныхъ мембранъ, K. Schneider (1902, стр. 307) рѣшительно утверждаетъ, что у *Planoseta* „ядра въ пограничной пластинкѣ совершенно отсутствуютъ.“ На основаніи своихъ немногихъ наблюденій, я также долженъ сказать, что тонкая пограничная мембрана покровнаго эпителія *Thysanozoon broschii* Gr., повидимому, неклеточнаго характера.

Резюмируя факты, приведенные и разобранные нами выше относительно соединительнотканныхъ образованій турбеллярій, мы должны сказать, что у турбеллярій сходно съ аннелидами и немертипами существуетъ единая соединительная ткань, образованная основнымъ веществомъ, которое можетъ содержать иногда волокнистыя образованія—продуктъ дифференцировки этого вещества. Она представлена тонкими перепонками, располагающимися подъ покровнымъ и кишечнымъ эпителіями, вокругъ мышечныхъ волоконъ и всѣхъ органовъ, которые заложены въ мезенхимѣ, а также пластин-

ками и тяжами, пробѣгающими въ этой послѣдней и развитыми то въ бѣльшей, то въ меньшей степени. Кѣто ные элементы мезенхимы, располагающіеся въ пространствахъ между указанными соединительнотканными образованиями, рѣшительно превалируютъ надъ послѣдними, но неклѣточный характеръ соединительной ткани турбеллярій въ значительной ея части вполне возможенъ.

Особенный интересъ представляютъ „соединительнотканная“ образования *Coelenterata*, такъ какъ, говоря словами Е. Н а е с к е л'я (1881, стр. 142), „die wichtigsten Formen der höheren Gewebe hier „in statu nascendi“ zu finden sind“ Дѣйствительно, для многихъ изслѣдователей въ предѣлахъ этой группы вставалъ даже вопросъ, что собственно слѣдуетъ считать соединительной тканью и гдѣ провести ту границу, ниже которой указанная ткань перестаетъ существовать, какъ самостоятельное образованіе, оказываясь лишь составною частью эпителия.

Однако, не предвосхищая выводовъ, обратимся сначала къ имѣющимся фактамъ, тѣмъ болѣе что существующія въ литературѣ данныя различныхъ авторовъ оказываются въ достаточномъ количествѣ и во многихъ случаяхъ довольно полны и согласны.

Начиная съ работъ F. L e y d i g'a (1854), C. C l a u s'a (1860) и особенно F. E. S c h u l z e (1871), у гидроидныхъ полиповъ было установлено существованіе особаго слоя, всюду въ тѣлѣ животнаго отдѣляющаго эктодерму отъ энтодермы и извѣстнаго подъ именемъ опорной пластинки, какъ называли его R e i c h e r t (1866) и F. E. S c h u l z e (op. cit.). Слой этотъ представляетъ типичную пограничную перепонку, какъ это отмѣчаетъ K. S c h n e i d e r (1902, стр. 581), и окрашивается характернымъ для указанныхъ образований образомъ въ розовый цвѣтъ по Ванъ-Гизову и въ синій по Mallory (кислый фуксинъ-фосфорномолибденовая кислота—анилиновая синь съ оранжевой G). Пограничная перепонка, о которой идетъ рѣчь, довольно тонка, однако мѣстами она можетъ утолщаться—такъ F. E. S c h u l z e (1871, стр. 26) находилъ ее у *Cordylophora lacustris* Allm. въ стѣнкѣ тѣла гидрантовъ „значительной толщины“, также утолщенной она оказывалась

на верхушкахъ щупалецъ; C. Jickeli (1883) указываетъ, что у *Tubularia mesembryanthemum* Allm. (стр. 596) „die Stützlamelle... gewinnt im zweiten Leibesraum eine solche Mächtigkeit, wie ich das bis jetzt noch bei keinem andern Hydroidpolypen beobachtet habe“, при чемъ въ ней бываютъ различны, хотя и не всегда, три слоя—наружный, средній и внутренній. Далѣе относительно пограничной перепонки *Cordylophora lacustris* Allm. F. E. Schulze (l. cit) указываетъ, что она стекловиднопрозрачна и безструктурна; у *Hydra* N. Kleinenberg (1872, стр. 11) находитъ её „sehr weich, klar und farblos, ohne alle körnigen Einlagerungen“; также неволокнистой, гелииной и однородной находятъ её и прочіе изслѣдователи, лишь C. Jickeli (l. cit) замѣчаетъ, что въ утолщенныхъ мѣстахъ опорной пластинки *Tubularia* можно „eine Neigung zu fibrillärem Zerfall erkennen“. По А. Коротневу (1880, стр. 10), у *Myriothela* „это полужидкая масса, которая не имѣетъ опредѣленныхъ очертаній, и эти послѣднія обусловливаются положеніемъ сосѣднихъ тканей“. Однако болѣе новыя изслѣдованія приписываютъ ей галлертовую консистенцію (K. Schneider, 1890, R. Pauly, 1902, O. Stesche, 1911, O. Maas, 1913). При этомъ всѣ авторы единодушно указываютъ на эластичность описываемой пограничной перепонки, что позволяетъ ей играть у гидроидныхъ полиповъ роль опорно-скелетнаго образованія. Галлертная консистенція опорной пластинки даетъ возможность мышечнымъ волокнамъ до извѣстной степени погружаться въ эту послѣднюю, вызывая тѣмъ самымъ образованіе дистальныхъ продольныхъ и проксимальныхъ кольцевыхъ, сильно варьирующихъ по ихъ величинѣ ребристыхъ выступовъ опорной пластинки. Наконецъ, всѣ авторы единодушно считаютъ характернымъ для описываемой пограничной перепонки отсутствіе въ ней клѣтокъ, при чемъ K. Schneider (1902), отмѣчая у *Tubularia mesembryanthemum* Allm. прохожденіе половыхъ клѣтокъ черезъ означенную перепонку, говоритъ (стр. 614), что „bei Durchbrechung der Stützlamelle ist diese lokal verdickt, so dass die Zellen oft in toto in sie eingebettet erscheinen“. Однако слѣдуетъ обратить вниманіе на тотъ фактъ, что начиная съ F. E. Schulze (1871) многіе изслѣдователи указываютъ на существованіе въ опорной пластинкѣ пронизывающихъ её плазматическихъ отростковъ клѣ-

токъ какъ эктодермальнаго эпителія, такъ и энтодермальнаго.

Въ заключеніе этой подробной и, надѣюсь, точной сводки данныхъ о пограничной перепонкѣ гидроидныхъ полиповъ, обратимся къ вопросу о ея происхожденіи и морфологическомъ значеніи. Здѣсь большую важность пріобрѣтаетъ ея расположеніе въ тѣлѣ полипа, а именно: она представляетъ единое непрерывное цѣлое, располагаясь всюду между эктодермальнымъ и энтодермальнымъ эпителіями. Но кромѣ того было констатировано, что въ основаніи щупалецъ пограничная перепонка отдѣляетъ осевой тяжъ энтодермальныхъ элементовъ щупальца отъ прочей энтодермальной выстилки гастро-васкулярной полости тѣла полипа (Schulze F. E., Hamann O., Jickeli C.). Далѣе G. Grönberg (1897, стр. 66) указываетъ на существованіе опорной пластинки въ энтодермальныхъ септахъ, которая подраздѣляетъ гастро-васкулярную полость ствола *Tubularia indivisa*. Я не стану обращать особаго вниманія на указаніе C. Jickeli, что энтодермальные элементы осевого тяжа щупалецъ полипа бываютъ отдѣлены другъ отъ друга прослойками изъ пограничной перепонки, но отмѣчу, что А. Коротневъ у *Myriothela* нашелъ, что небольшіе выросты пограничной перепонки проникаютъ между базальныхъ отдѣловъ вѣтлокъ энтодермальнаго эпителія. Наконецъ А. Тихомировъ (1887, стр. 29) у *Tubularia mesembryanthemum* Allm. описываетъ „весьма значительные островки скелетной субстанціи, по своему виду ничѣмъ неотличающейся отъ субстанціи основной пластинки“, разбросанные между вѣтлокъ энтодермальныхъ утолщеній при основаніи второго ряда щупалецъ. „Моей первой мыслью было“ говоритъ названный авторъ, „что островки скелетной субстанціи суть не что иное, какъ попавшіяся на разрѣзахъ части отростковъ основной пластинки (далеко заходящихъ въ глубь“ энтодермальныхъ „подушекъ), которыхъ связь съ этой послѣдней только случайно не видна на разрѣзѣ. Тщательное изслѣдованіе разрѣзовъ показало мнѣ однако, что на самомъ дѣлѣ это не такъ, что если нѣкоторые изъ этихъ островковъ скелетной субстанціи дѣйствительно стоятъ въ связи съ основной пластинкой, то большинство съ ней вовсе не соединено“. На основаніи такихъ фактовъ прежніе изслѣдователи склонны были видѣть въ пограничной

перепонкѣ гидроидныхъ полиповъ продуетъ только энтодермы. Однако уже С. J i s k e l i, основываясь на строеніи пограничной пластинки у *Tubularia* изъ трехъ слоевъ, полагаетъ, что опорная пластинка гидроидовъ является производнымъ какъ эктодермы, дающей начало наружному слою этой пластинки, такъ и энтодермы, производящей ея внутренній слой, тогда какъ средній слой является образованіемъ эмбриональнаго характера. До нѣкоторой степени подтвержденіемъ его взгляда, а именно, что эктодермальный эпителий также участвуетъ въ образованіи опорныхъ пластинокъ, является описанный (1883, стр. 634) имъ фактъ существованія у *Camptularia caliculata* Hincks кольцеобразнаго ряда выступовъ пограничной перепонки, идущихъ въ основаніи чашечки гидранта между клѣтокъ покровнаго эпителия до самой кутивулы гидротекы. Впервые этотъ фактъ былъ отмѣченъ R e i s c h e r t'омъ (1866), а въ послѣдствіи подтвержденъ изслѣдованіями послѣдняго времени (K S c h n e i d e r, 1898, A. K ü h n, 1909). Аналогичныя отношенія описываетъ M. C o l l i c u t t (1897, стр. 88) у *Hydractinia echinata*— „At frequent intervals threadlike strands of mesogloea from the lower surface of the entoderm pierce the lower ectoderm, and attach themselves by slightly widened bases to the skeleton“. Тоже самое изображаетъ на своихъ рисункахъ A. W e i s m a n n (1883, Таб. 4, фиг. 3) у *Eudendrium racemosum* Cav. Къ этой-же категоріи фактовъ относятся выросты пограничной пластинки, которые, напр., E. S t e c h o w (1909, стр. 37) описываетъ у *Hydrocoryne miurensis* Stech.— „Die Lamelle wächst zunächst selbst in die Dicke und treibt dann nach aussen eine grosse Anzahl zackenartig vorspringender Rippen, die häufig in 2, 3 und mehr Spitzen auslaufen.... Da wo die Körperwand etwas zu tragen hat und daher dicker ist... wachsen die Zacken ganz besonders stark in die Höhe, so dass sie auf Querschnitten geradezu wie Dornen aussehen, jederseits nahezu  $\frac{1}{3}$  des gesammten Durchmessers ausmachen und dabei immer feine seitliche Fortsätze treiben.... Am Hydrocaulus und am Hydranthen verlaufen diese Erhebungen in der ganzen Länge.... doch so, dass sie von Zeit zu Zeit ineinander übergehen“.

Основанный на такихъ фактахъ и господствующій теперь взглядъ, который мы встрѣчаемъ и въ современныхъ



учебникахъ, считаетъ пограничную пластинку гидроидныхъ полиповъ производнымъ обоихъ пластовъ—„Ausscheidung der beiden Epithelien“, по K. Schneider'у (1902, стр. 581), или, какъ говорятъ O. Steche (1911, стр. 11), „ein Ausscheidungsprodukt der Epithelzellen.., das vom Ektoderm wie Entoderm schichtenweise gebildet wird“.

На этомъ пока мы остановимся и перейдемъ къ опорнымъ образованіямъ гидромедузъ.

Какъ уже давно выяснено, организація медузъ и организація полиповъ въ основныхъ чертахъ одинакова, но ввиду приспособленія медузъ къ свободному, пелагическому образу жизни у нихъ выработались нѣкоторыя характерныя особенности—общая форма тѣла ввидѣ колокола или зонтика, студенистая консистенція его опорныхъ образованій, органы движенія и органы чувствъ. Для насъ спеціальныи интересъ представляютъ измѣненія, происшедшія въ опорныхъ образованіяхъ.

Эти послѣднія, какъ и у гидроидныхъ полиповъ, всюду въ тѣлѣ животного отдѣляютъ эктодермальные производныя отъ энтодермальныхъ, представляя одну непрерывную систему; кромѣ того они проникаютъ въ складки, образуемая тѣмъ или другимъ эпителиемъ. Такъ, у гидромедузъ хорошо развитая пограничная перепонка находится въ складкѣ чисто эктодермального эпителия *velum*. Тамъ гдѣ описываемыя образованія представлены ввидѣ опорной пластинки, намъ нечего о нихъ распространяться, такъ какъ строеніе ихъ совершенно сходно съ приведеннымъ выше для гидроидныхъ полиповъ. Слѣдуетъ отмѣтить лишь существованіе въ нѣкоторыхъ случаяхъ хорошо развитыхъ пограничныхъ волоконъ, которыя отходятъ отъ опорной пластинки и проникаютъ между вѣтвѣвъ эпителия, какъ это, напр., описываетъ K. Schneider (1892, стр. 425) у *Carmarina hastata* Haeck. близъ *velum*.

Характернымъ для гидромедузъ является измѣненіе опорной пластинки въ мощную массу галлертного вещества, что имѣетъ мѣсто однако лишь на пространствѣ между эктодермальнымъ эпителиемъ эксумбрелли съ одной стороны и энтодермальной пластинкой вмѣстѣ съ каналами гастроваскулярной полости съ другой. Кажущимся исключеніемъ представляется нахожденіе галлерты въ манубріумѣ *Geryonidae*, такъ какъ здѣсь мы имѣемъ дѣло только съ разрастаніемъ этой ткани изъ центральной части зонтика медузы въ манубріумъ,

который при этомъ теряетъ на болѣе или менѣе значительномъ протяженіи свою центральную полость. Получающійся выростъ галлерты проксимально переходитъ непосредственно въ галлерту эксумбрелли, а дистально все время ограниченъ энтодермальнымъ слоемъ отъ собственно стѣнки манубрія, такъ что морфологически онъ не перестаетъ быть лишь частью эксумбреллярной галлерты.

Сходно съ опорной пластинкой галлерту гидромедузъ описываютъ какъ гіалинную, гомогенную, эластичную массу, совершенно лишенную вѣтвочныхъ элементовъ, и гомологія этихъ двухъ образованій считается общепризнаннымъ фактомъ. У Е. Haeckel'я (1881, стр. 145) мы находимъ, что несодержащая вѣтвей соединительная ткань медузъ является „in zwei Hauptformen, welche jedoch durch Uebergänge untrennbar verbunden erscheinen, als dünne elastische Membranen und als dicke gallertige Massen“ С. Chun (1897, стр. 319) говоритъ: такъ какъ галлерта гидромедузъ „ganz allmählich an gewissen Regionen in die dünne Stützlamelle sich abflacht, so liegt auf der Hand, dass eine scharfe Grenze zwischen beiden hyalinen Lagen nicht existirt“. К. Schneider (1902, стр. 598) указываетъ, что „exumbrellar ist die Lamelle mächtig als Gallertschicht entwickelt“. Наконецъ у О. Steche (1911, стр. 103) мы читаемъ, что опорная пластинка гидромедузъ „ist zu einer Gallertscheibe geworden“, а у О. Maas'a (1913, стр. 672)—„Die Gallerte ist nur eine ausgedehntere und sozusagen mehr verdünnte Form der Stützlamelle an den dafür bestimmten Stellen“.

Въ такомъ видѣ, какъ сейчасъ выше было мною указано, находилъ галлерту А. Kölliker (1865, стр. 98) у *Pandea globulosa*, *Willia*, *Euphysa aurata*, *Steenstrupia rubra*, *Lizzia blondina*, *Stomobrachium* sp., *Melicertum pusillum* Esh. R. Lendenfeld (1883, стр. 557) пишетъ относительно *Eucopella campanularia* Lfd: „Die Gallerte entbehrt sowohl der Zellen wie auch jener Fibrillen, die bei anderen Craspedoten dieselbe zu durchziehen pflegen. An den Begrenzungsflächen der Gallerte lässt sich keine Stützlamelle nachweisen, und ich bin geneigt anzunehmen, dass es bei dieser so außerordentlich kleinen Meduse überhaupt noch nicht zu einer Differenzirung von Gallerte und Stützlamelle gekommen ist, dass wir es hier vielmehr mit einer Gallerte zu thun

haben, welche nichts Anderes ist als eine verdickte Stützlamelle... (стр. 558) Am Schirmrande geht die Gallerte kontinuierlich in die außerordentlich starke Stützlamelle des Velum über“. У *Mnestra parasites* Kr. R. Günter (1903, стр. 44) находитъ галлерту также безструктурной.

Однако уже А. Kölliker (1865, стр. 99) описываетъ у *Carmarina hastata* и *Aequorea* существование подъ эксумбреллярнымъ эпителиемъ особо дифференцированного слоя галлерты—„безструктурной пограничной перепонки“, которая съ субумбреллярной стороны отсутствует. Братья О. и R. Hertwig (1878, стр. 55) указываютъ уже, что „von den beiden an sie angrenzenden Zellschichten ist (die Gallerte) durch eine feine Stützlamelle getrennt, die zwar nur bei einigen Arten von uns beobachtet wurde, wohl aber in allen Fällen vorhanden ist. Die beiden Stützlamellen vereinen sich am Schirmrand mit der Stützlamelle der Subumbrella, um sich dann in das Velum hinein fortzusetzen“. Совершенно сходны данныя К. Schneider'a (1902, стр. 598), а именно: у *Carmarina hastata* Haeck. галлерта зонтика „besteht aus zarten Grenzlamellen unter den anstossenden Epithelien und aus einer voluminösen hyalinen Gallertmasse im Innern“. Къ такому-же выводу приходитъ О. Maas (1912, стр. 672), по которому галлерта „zeigt... an ihren Grenzflächen noch eine Verstärkung gleich der gewöhnlichen Lamelle“. Съ этимъ слѣдуетъ сопоставить данныя О. Maas'a (1892, стр. 286) относительно галлерты при почкованіи *Cunina*—онъ говоритъ: „Ich möchte“ die Gallerte „direct als... Product“ des Entoderms „bezeichnen. Erstens nämlich kommen in diesem Stadium auf die eine Seite der feinen Stützlamelle das Ectoderm auf die andere Entoderm und Gallerte zu liegen. Zweitens sprechen auch die Zellen des inneren Keimblattes sowie die Gallerte selbst durch ihr Aussehen für eine hier stattfindende Ausscheidung. Während nämlich die dorsale Magenwand vorher gleich der untern aus cylindrischen Zellen bestand, zeigen sich jetzt statt deren viel niedrigere... Elemente, und die anliegende Gallerte lässt deutlich eine Verschiedenheit der Schichtung erkennen; die direct an die Zellen stossende ist stärker tingirt. und diese Tönung nimmt sehr schnell nach oben zu ab. Irgend welche andere Structurfasern habe ich in der Gallerte nicht entdecken können“. Сходно съ О. Maas

описываетъ развитіе галлерты у *Solmundella* В. Заленскій (1911, стр. 48): „Die Gallertsubstanz ist ein Ausscheidungsproduct des Entoderms. . In der Richtigkeit dieser Angabe kann man sich sehr leicht dadurch überzeugen, dass die Stützlamelle in den Stadien, wo die Gallertsubstanz den ganzen Raum zwischen Ecto—und Entoderm noch nicht erfüllt, immer auf der Oberfläche der Gallertsubstanz bleibt“.

Изъ этихъ фактовъ вполне опредѣленно слѣдуетъ, что у большинства гидромедузъ галлерта отдѣлена отъ прилежащихъ эпителиальныхъ слоевъ пограничными перепонками, изъ которыхъ субумбреллярная бываетъ слабѣе выражена, такъ какъ съ этой стороны идетъ, повидимому, главнымъ образомъ образование галлерты. И въ сомнѣніи тотъ фактъ, что указанная пограничная перепонка представляетъ изъ себя лишь периферическій, быть можетъ, уплотненный слой галлерты колокола. Эксумбреллярная пограничная перепонка считается гомологомъ субумбреллярной, но объ этомъ рѣчь будетъ еще впереди.

Кромѣ описанныхъ пограничныхъ образований галлертъ гидромедузъ присущи особыя волокна, которыя братья О. и Р. Hertwig (1878, стр. 56) нашли у всѣхъ формъ, изслѣдованныхъ ими въ этомъ отношеніи, а именно: у *Aeginidae*, *Geryonidae*, *Trachynemidae*, *Aequorea*, *Mitrocoma*, *Phialidium*, *Octorchis*, *Lizzia* и *Oceania*. „Wir halten es für wahrscheinlich, dass die Fasern wenigstens bei den *Craspedoten* allgemein verbreitet sind“ — таковъ выводъ, въ которому они приходятъ. Однако еще Fr. Müller (1859), E. Haeckel (1865) и A. Kölliker (1865) описывали ихъ у *Aeginidae*, *Geryonidae*, *Tiara*, *Eucore*, *Aequorea*. A. Kölliker (1865, стр. 99) находилъ эти волокна тонкими, невѣтвящимися и проходящими отъ эксумбреллярной поверхности галлерты до субумбреллярной у *Tiara* и *Eucore*, а О. и Р. Hertwig указываютъ уже, что „bei der Mehrzahl der *Craspedoten* verlaufen die Fasern ungetheilt und von gleicher Dicke von einem Epithel zum anderen“. Напротивъ вѣтвящимися въ концамъ подъ острымъ угломъ, но неанастомозирующими другъ съ другомъ описываютъ Е. Haeckel, А. Kölliker и братья О. и Р. Hertwig эти волокна у *Geryonidae*, *Aequorea*, *Octorchis* и *Mitrocoma*, О. Маас (1893) у *Pegantia*. О. и Р. Hertwig характеризуютъ волокна далѣе какъ

сильно варьирующія по ихъ размѣрамъ въ галлертѣ одного и того-же индивидуума, также (стр. 56) „die Beschaffenheit der Fasern ist selbst bei nahe verwandten Arten eine sehr wechselnde. Bei *Cunina sol maris* sind sie spärlich und nur mit Mühe zu erkennen, bei *Cunina lativentris* dagegen derb und scharf contourirt; ebenso sind sie unter den Geryoniden bei *Carmarina hastata* sehr deutlich, während sie bei der ganz nahe verwandten Liriope nur bei starken Vergrößerungen und engem Diaphragma wahrgenommen werden können... Ihrer Form nach sind sie entweder drehrund oder plattgedrückt“.

Ходъ ихъ въ живомъ состояніи животнаго является прямымъ, и лишь какъ результатъ консервировки слѣдуетъ считать наблюдающійся на препаратахъ зигзагообразный или спиральный. У С. С h u n'a (1897, стр. 320) мы находимъ совершенно такую-же характеристику волоконъ галлерты. К. S c h n e i d e r (1902, стр. 598) даетъ слѣдующее описание для *Carmarina hastata*: въ галлертѣ „einerseits zarte Binfibrillen in lockerer Vertheilung flächenhaft, andererseits kräftigere, sog. elastische, Fasern radial verlaufen. Die elastischen Fasern sind ihrem chemischen Verhalten nach nichts anderes als Bindefasern, die beide Grenzlamellen verbinden. Sie erscheinen am Präparat, infolge der Schrumpfung der Gallerte durch Wasserentziehung, in Spiralwindungen gelegt“.

Такимъ образомъ галлертѣ гидромедузъ вромѣ пограничныхъ перепонокъ безусловно неклѣточного характера присутствіе еще довольно разнообразно развитыя волокнистыя образования, неклѣточный характеръ которыхъ также не подлежитъ сомнѣнію. Мнѣ кажется, что къ тому-же выводу приходитъ С. С h u n (1897, стр. 322), говоря: „Die Gallerte der Hydromedusen entbehrt zelliger Einlagerungen... Wenn sie auch in vielen Fällen von Fasern durchsetzt wird, welche offenbar den feinen, die Stützlamelle der Hydroiden durchbohrenden Fäserchen homolog sind, so lassen sich doch niemals Kerne an ihnen erkennen“.

Р. B ö h m (1878, стр. 76 и 77), описавши у *Tima pellucida* Will. указанныя выше волокна которыя представляютъ „in der frischen Umbrellarsubstanz klare, feine Stränge, die einen geschlängelten Verlauf haben und sich mit-

unter auch verästeln“, говорить далѣе: „Behandelt man die frische Umbrellarsubstanz mit conc. Essigsäure, so wird sofort eine überall senkrecht zur Oberfläche gerichtete, streifige Structur sichtbar, welche besonders schön durch Färbung mit Carmin hervortritt... Zellen sind diese Streifen nun nicht, wohl aber der Ausdruck davon, dass die Gesamtmasse der Umbrella aus einer Menge einzelner Abscheidungsgebite zusammengesetzt ist... Durch diese streifige Zusammensetzung wird die Entstehung der Umbrella als Ausscheidung der Epithelialzellen unzweifelhaft“.

Для правильнаго и полнаго представленія объ опорныхъ образованіяхъ въ группѣ Hydromedusae мы неминуемо должны теперь перейти къ этимъ образованіямъ у сцифомедузъ, такъ какъ послѣдняя группа животныхъ представляетъ параллельный гидромедузамъ рядъ измѣненія организаціи въ связи съ приспособленіемъ въ свободному целегическому образу жизни. Однако рядъ этотъ, начинаясь формами, выше организованными по сравненію съ гидроиднымъ полипомъ, ведетъ и къ выше организованнымъ медузамъ, что естественно выражается также въ развитіи и строеніи ихъ опорныхъ образованій.

Распространеніе этихъ образованій въ тѣлѣ сцифомедузы сходно съ описаннымъ у гидромедузъ, какъ характерную особенность слѣдуетъ отмѣтить проникновеніе ихъ въ складки энтодермального эпителія, т. наз. септы гастроваскулярной полости.

Процессъ измѣненія компактныхъ опорныхъ пластинокъ въ значительной толщине слое галлертнаго вещества захватываетъ у сцифомедузъ почти всѣ опорныя образованія тѣла, являясь наиболѣе слабо выраженнымъ въ щупальцахъ и краевыхъ тѣльцахъ. Въ этомъ отношеніи описываемыя формы представляютъ дальнѣйшій и крайній шагъ въ измѣненіи организаціи, начало котораго имѣется у гидромедузъ, гдѣ галлерта располагается лишь подъ эксумбреллярнымъ эпителиемъ. Своеобразнымъ исключеніемъ является вообще аберрантная форма *Polypodium hydriforme* Uss., у которой А. Липинъ (1911, стр. 385) находитъ хорошо развитую галлерту на ро-

товомъ конусѣ и въ щупальцахъ, тогда какъ въ другихъ частяхъ тѣла имѣется только опорная пластинка <sup>1)</sup>).

Однако не смотря на измѣненіе опорныхъ пластинокъ, присущихъ гидромедузамъ, въ относительно значительные слои галлерты, нѣкоторыя группы сцифомедузъ позволяютъ рѣзко различать субумбреллярную галлерту, какъ называетъ Н. Касьяновъ (1901, стр. 367) галлертные образованія субумбрелли, щупалецъ, краевыхъ тѣлецъ и ротовой трубки, отъ эксумбреллярной. Такъ у *Lucernaridae* указанный авторъ находитъ (l. cit.) субумбреллярную галлерту „совершенно однородной“, въ чемъ вполне согласенъ съ работавшими надъ этой группой ранѣе изслѣдователями, какъ напр. А. Кротневъ (1876, стр. 20) или О. Kling (1879, стр. 148). Относительно *Charybdea marsupialis* C. Claus (1878, 2, стр. 40) пишетъ: ...„markirt sich auf circulären, dem Verlaufe der quergestreiften Ringmuskeln parallel ausgeführten Querschnitten in der dichten... Stützsubstanz eine eigenthümliche, senkrecht zum Verlaufe der Muskelfibrillen gerichtete, höchst ausgeprägte Streifung. An manchen Stellen und gerade da, wo die Wirkung der Ringmuskulatur eine beschränktere ist, wie unterhalb des Nervenringes und der Radialfasern fehlt die Streifung ganz oder tritt doch nur undeutlich hervor, dagegen nimmt man hier in der Substanz der Lamelle eine durch zickzackförmige Streifen markirte horizontale Schichtung war, die weniger deutlich auch in den durch senkrechte Streifung bezeichnete Partien der Stützplatte wiederkehrt. An Flächenbildern treten an Stelle der senkrechten Streifen longitudinale, untereinander parallel, zu den Ringmuskelfasern rechtwinklig verlaufende Linien auf, welche regelmäßigen kantigen Vorsprüngen der Substanz zu entsprechen scheinen, nach denen sich die horizontale Schichtung in zickzackförmigen Streifen wiederholt. Es handelt sich somit wohl um eine unter dem Einfluß der Muskelwirkung durch Druck veranlasste Faltung der geschichteten Theilchen“. Складчатость отсутствуетъ въ опорной пластинкѣ велярія.

---

<sup>1)</sup> Относительно ближайшаго родства *Polypodium hydriforme* съ сцифомедузами А. Линникомъ былъ сдѣланъ въ 1913 г. докладъ въ Казанскомъ Обществѣ Естествоиспытателей.



Такимъ образомъ субумбреллярная галлерта *Charybdea* образована гомогеннымъ, располагающимся слоями галлертнымъ веществомъ. Съ подобными отношеніями кромѣ *Charybdeidae* мы встрѣчаемся также въ группѣ *Coronata*.

Относительно *Periphyllidae* О. М а а s (1897, стр. 39) указываетъ, что субумбреллярная галлерта, т. е. „die Gallerte auf der Subumbrellarseite des Ringsinus, die Lage zwischen den beiden Blättern des Magenrohrs etc., zeigt nur die gewöhnliche Schichtenstructur“. Сходное строеніе имѣетъ, по видимому, субумбреллярная галлерта *Atolla* (op. cit., стр. 74). Наконецъ, по словамъ А. Л и п и н а (1911, стр. 384), „die Stützlamelle von *Polypodium* hat das Aussehen einer dünnen, durchsichtigen Haut, in der man stellenweise deutlich eine Strichzeichnung sehen kann... Die Strichelung... muß man wahrscheinlich als den Ausdruck einer gewissen Structur derselben ansehen, die die Zusammenziehung und Faltung der Lamelle in der Richtung der Verkürzung der Muskelfasern erleichtert“. Отсюда можно сдѣлать тотъ выводъ, что у *Polypodium* опорная пластинка, по видимому, построена сходно съ описаннымъ для *Charybdea*, но, какъ выше было указано, положеніе ея является совершенно инымъ.

Относительно субумбреллярной галлерты *Semaeostomeae* и *Rhizostomeae* литературныя данныя довольно скудны, и въ общемъ изслѣдователи считаютъ её, по видимому, сходной съ эвсумбреллярной — такъ, напр., R. L e n d e n f e l d (1882, стр. 507) говоритъ о *Cyanea annaskala* Ldf.: „die Gallerte der Subumbrella gleicht der viel mächtigeren der Exumbrella, nur in den Genitalorganen enthält sie eigenthümliche amoeboiden Zellen“. Дѣйствительно, можно привести нѣсколько точныхъ указаній, подтверждающихъ этотъ взглядъ, напр. R. L e n d e n f e l d указываетъ (op. cit., стр. 516), что въ щупальцахъ *C. annaskala* „die Gallerte enthält weder Zellen noch gleichmäßig vertheilte Fasern. Nur in der Mitte derselben findet sich eine schmale Zone im Allgemeinen cirkulärer Fasern. Diese besteht ausschließlich aus hyalinen Fibrillen, wie sie im Schirm vorkommen“. Тотъ-же авторъ (1888, стр. 300) отмѣчаетъ, что въ булабовидныхъ щупальцахъ рукъ у *Pseudorhiza aurosa* Ldf. и *Phyllorhiza punctata* Ldf. „die Gallerte ist fibrillös; die Fibrillen sind stets longitudinal angeordnet“. C. K e l l e r (1883, стр. 650) говоритъ, что въ рукахъ

*Cassiopea polypoides* Kell. „das Mesoderm enthält die bekannten Colloblasten und Gallertfasern, welche von der Oberfläche gegen den Armcanal hin ziehen“. Однако тотъ-же исследователь указывает (op. cit., стр. 641), что „die Decke der Sinnesnische enthält fast nur eine dünne Gallerte, aber keine Fasern und eine sehr spärliche Zahl von Zellen“. Или R. Lendenfeld отмѣчаетъ (1883, стр. 90) въ краевомъ мускулѣ Rhizostomeae, въ частности у *Crambessa mosaica* Qu. Gaim., что галлерта „völlig strukturlos, und nur selten gelingt es einzelne sternförmige Bindegewebszellen... aufzufinden“. Относительно *C. annaskala* онъ говоритъ (1882, стр. 497): „Die Stützlamelle des Randkörpers ist sehr dünn und ich habe in derselben weder Fibrillen noch Zellen auffinden können“, въ рукахъ (стр. 540) „die Stützlamelle erscheint als eine dünne, der zelligen und fibrillären Einlagerungen entbehrende Platte“; наконецъ, и на рис. 30, таб. 30, субумбреллярная галлерта представлена совершенно гомогенной, тогда какъ (стр. 527) „die Gallerte der Muskelzone... entbehrt jeglicher eingelagerter Zellen. Jedoch finden sich in derselben Büschel überaus feiner, hyaliner Fibrillen, welche Ektoderm und Entoderm verbinden.. Nur die entodermalen Leisten bleiben von Fibrillen frei Es liegt hier die Vorstellung nahe, dass längs der Fibrillen, oder vielleicht durch dieselben, Nahrungsstoffe dem Ektoderm zugeführt würden. Freilich könnten sie eben so gut die Funktion haben, die Gallerte zu festigen“.

Изъ приведенныхъ для примѣра данныхъ относительно строения субумбреллярной галлерты Semacostomeae и Rhizostomeae можно видѣть, что при скудости ихъ рѣшительно нельзя создать себѣ ясную и полную картину строения субумбреллярной галлерты. Кроме того слѣдуетъ указать на отсутствіе болѣе новыхъ, выполненныхъ съ современными методами исследований по данному вопросу. Въ результатъ приходится лишь констатировать, что субумбреллярная галлерта Semacostomeae и Rhizostomeae мѣстами безусловно сходна по ея строенію съ описаннымъ выше для другихъ группъ сцифомедузъ, мѣстами-же, повидимому, является похожей на эксумбреллярную галлерту, т. е. представляетъ высшую степень дифференцировки по сравненію съ прочими сцифомедузами.

Эксумбреллярная галлерта сцифомедузъ сходно съ тѣмъ, что было описано для гидромедузъ, состоитъ изъ основного гомогеннаго вещества, въ которомъ находятся волокнистыя образованія, а по периферіи располагаются пограничныя перепонки.

Разсмотримъ сначала пограничныя перепонки эксумбреллярной галлерты. Уже А. К ö l l i k e r (1865, стр. 99) далъ первыя указанія о существованіи пограничной перепонки эксумбреллярной галлерты у медузъ подъ эктодермальнымъ эпителиемъ, при чемъ изъ сцифомедузъ онъ констатировалъ её у *Charybdea marsupialis* и *Cassiopeia borbonica*. Что касается Pelagia, то у него мы находимъ: „Bei Pelagia... vermisste ich eine isolirbare Cuticula, dagegen ermangelte die äusserste Lage der Gallerte in einer Dicke von 0,001" der sonst vorkommenden Fasern“. О. и R. H e r t w i g (1878, l. cit.), какъ уже выше (стр. 162) было указано, считаютъ пограничныя перепонки эксумбреллярной галлерты подъ экто—и энтодермальнымъ эпителиями присущими всѣмъ медузамъ.

Въ частности А. К о р о т н е в ъ (1876, стр. 17) у *Halicyclustus octoradiatus* Cl. находилъ, что гомогенная, а на спиртовыхъ препаратахъ концентрически слоистая галлерта подостлана со стороны энтодермы особой т. propria, которая уже у живыхъ животныхъ рѣзко отграничена отъ галлерты. О. K l i n g (1879, стр. 143) отмѣтилъ у *Craterolophus tethys* Cl., что гіалинная, гомогенная галлерта „zeigt... an beiden Flächen eine dichtere Zone... Die verdichtete Zone der Entodermseite ist mächtiger als diejenige der gegenüberliegenden Seite“. Въ наиболѣе новой работѣ, касающейся у Lucernariidae довольно подробно интересующаго насъ вопроса, Н. К а с ѣ я н о в ъ (1901), подтверждая приведенныя данныя, говоритъ (стр. 367): „Die exumbrellare Gallerte besitzt 2 Verdichtungs-zonen: eine unterhalb des Ektoderms, die andere unterhalb des Entoderms, wobei die letztere viel dicker ist. Von dieser .. heben sich, auf dem Querschnitt durch die Becherwand gesehen, ziemlich dicke Auswüchse ab, welche gegen das Entoderm senkrecht verlaufen. Auf einem tangentialen Schnitt... erscheint die Gallerte aus rundlichen, oder... polygonalen Räumen bestehend, deren Wände aus stark lichtbrechenden Substanz gebildet werden. Die Auswüchse... sind demnach lamellenartig und bilden, indem sie untereinander anastomosiren,

дiese Räume der Gallertsubstanz. Im Innern sind die letzteren, entweder ganz leer, d. h. vermuthlich nur von Flüssigkeit erfüllt, oder man findet in ihnen stellenweise eine körnige, sich färbende Masse“. Возможно, что эта сложная система пограничных пластинок внутри галлерты является до известной степени продуктом методов обработки объекта. Однако W. Wietrzykowski (1912, стр. 48), описывая развитие *Haliclystus octoradiatus*, также констатирует, что у формы с 4 щупальцами мезоглея „est différenciée en 2 couches: l'une externe, l'autre interne. Cette dernière en contact avec l'endoderme se montre sous la forme d'une lame à structure compacte homogène retenant énergiquement les colorants basiques; la partie externe est plus épaisse et formée d'une mesoglée lâche, vacuolaire; elle est traversée de part en part par des tractus fibrillaires ramifiés qui dépendent de la couche interne et se colorent de la même façon“.

C. Claus (1878, 2, стр. 260) при описании эксумбреллярной галлерты *Charybdea marsupialis* указывает также, что „als verdichtete Grenzlage haben wir... die oberflächliche strukturlose Membran aufzufassen, die... sich auch leicht von der Gallerte abtrennen und isoliren lässt“. Подобная, но более тонкая перепонка находится со стороны энтодермы и „als intensiver gefärbter Saum scharf abhebt“. У Periphyllidae O. Maas (1897) констатирует слоистость эксумбреллярной галлерты, подтверждая слова Vanhöffen'a (1892, стр. 8), что последняя „von im innern Teil dichter gelagerten, peripherisch von locker übereinanderliegenden concentrischen Lamellen durchzogen, die im Querschnitt als Stützfasern erscheinen. Dieselben sind jedoch vielfach verästelt und anastomosieren, wodurch die schalige Structur etwas verwischt wird“. На рис. 4, Таб. 9, O. Maas'a видны кроме того довольно резко окрашенные края галлерты, что позволяет предполагать об уплотнении ее в этих местах на подобие пограничных перепонок, о чем в тексте однако не говорится. Относительно Semaestomeae и Rhizostomeae данные крайне недостаточны—можно привести лишь цитированные выше указания A. Kölliker'a (1865) далее замечание Th. Eimer'a (1878, стр. 191), что под эксумбреллярным эпителием *Cyanea capillata* „findet sich vielfach eine... homogen aussehende Gallertlage, welche von dem Fa-

serfilz mit scharfer Grenze sich sondert“, и слѣдующія наблюденія C. Claus'a (1883, стр. 8) надъ сцифистомами *Aurelia* и *Chrysaora*: „Bezüglich des Mesoderms bemerke ich, dass die Grenze desselben nach dem Ektoderm durch eine zarte, schwer nachweisbare Lamelle bezeichnet wird, wohl einem Ausscheidungsproduct von der Basis der Ektodermzellen. Weit ansehnlicher und an ausgewachsenen Scyphostomen deutlich geschichtet, erscheint die dem Entoderm anliegende und von diesem ausgeschiedene Grenzplatte“.

Совершенно своеобразныя, невстрѣчающіяся у другихъ представителей сцифомедузъ отношенія описываетъ А. Липинъ (l. cit.) у *Polypodium*, а именно: „In den Tentakeln und im Mundkegel... gibt es noch außer der Stützlamelle eine ziemlich dicke Schicht einer dünnen, offenbar gallertartigen Substanz oder Mesoglöa, die an der entodermalen Seite der Stützlamelle gelegen ist“, но оба эти слоя раздѣлены другъ отъ друга продольными мышечными волокнами, здѣсь вполне обособленными отъ энтодермального эпителия, который даетъ имъ начало.

Изъ приведенныхъ данныхъ можно сдѣлать тотъ выводъ, что у сцифомедузъ, какъ и у гидромедузъ эксумбреллярная галлерта отдѣлена отъ прилежащихъ эпителиальныхъ слоевъ пограничными перепоночками. Располагающаяся подъ эктодермальнымъ эпителиемъ бываетъ рѣзко дифференцирована, тогда какъ подстилающая энтодермальный эпителий представляетъ разныя степени дифференцировки—у *Lucernaridae* это толстый безструктурный слой, у *Charybdea* лишь интенсивно окрашивающійся край галлерты, у *Polypodium* она, повидимому, совершенно невыражена. Вполнѣ опредѣленно слѣдуетъ заключить, что эта послѣдняя пограничная пластинка является лишь периферическимъ, вѣроятно, уплотненнымъ слоемъ эксумбреллярной галлерты.

Переходимъ къ ея волокнистымъ образованіямъ, относительно которыхъ въ литературѣ по сцифомедузамъ имѣется особое обиліе описаній. Уже M. Schultze (1856) могъ констатировать въ эксумбреллярной галлертѣ *Aurelia aurita* присутствіе гладкихъ, гіалиновыхъ волоконъ, несостоящихъ совершенно въ связи съ клѣточными элементами.

Большинство авторовъ считаетъ волокна галлерты не клѣточными образованіями. M. Schultze высказался въ

этомъ смыслѣ. А. Kölliker (1865) находитъ волокна у *Charybdea marsupialis*, *Pelagia noctiluca*, *Cyanea capillata*, *Cassiopeia borbonica*, *Rhizostoma* и отмѣчаетъ (стр. 109), что „die Fasern der Gallerte sind... kernlos und offenbar... nichts anderes, als Verdichtungen der Grundsubstanz, analog den Bindegewebsfibrillen und elastischen Fasern der höheren Thiere“. Е. Haeckel (1881, стр. 146) указываетъ на „faserige Differenzirung der Inter-cellular-Substanz“ галлерты и говоритъ, что „gewöhnlich die weichere oder festere Beschaffenheit des Gallert-Gewebes von der qualitativen und quantitativen Entwicklung der elastischen Fasern in demselben abzuhängen scheint. Diese letzteren verhalten sich im zellenhaltigen Gallert-Gewebe ebenso wie im zell-nfreiem und gehen gewöhnlich von der exodermalen zur entodermalen Fläche des Gallert-schirmes hinüber. Sie sind entweder einfach oder verästelt, meistens drehrund, seltener bandförmig abgeplattet. Bisweilen treten sie zur Bildung von elastischen Nétzen zusammen oder sind büschelartig gruppirt“.

Въ частности А. Коротневъ (1876, стр. 17) находилъ у *Haliclystus octoradiatus* простыя, невѣтвящіяся, проходящія отъ эктодермы къ энтодермѣ эластичныя волокна. „Какъ по физическимъ, такъ и по химическимъ свойствамъ“ они аналогичны пограничной пластинкѣ подъ энтодермой, но не берутъ начало отъ этой пластинки, а проникаютъ черезъ неё, не сливаясь съ нею. У молодыхъ животныхъ, гдѣ указанная пластинка чуть замѣтна, эластичныя волокна оказываются продолженіемъ клѣтокъ энтодермы, тогда какъ связи съ эктодермальными элементами не наблюдалось. О. Kling (1879 l. cit.), у *Craterolophus tethys* описываетъ эти же волокна: „die elastischen Fasern setzen sich entweder als kurze Fortsätze in die Entoderm oder Ectodermzellen fort, oder sie verzweigen sich an den Begrenzungsflächen des Mesoderm und diese Zweige verbinden sich unter einander.... Fäserchen theils zwischen die Zellen aufsteigen, theils auf die Oberfläche der Gallertmasse verlaufen... Die Fortsätze erscheinen sehr deutlich, wenn die zwischen ihnen liegenden Zellen abgefallen sind, sie haben durchaus keinen Zusammenhang mit den Zellen und die Verbindung des Ectoderm mit dem Entoderm ist nur eine scheinbare“. J. Clark (1881) говоритъ относительно эластичныхъ волоконъ: „These fibrillae.. are extremly elongate cells in a low state of deve-



lopment, in which the periphery has become differentiated into a distinct wall, while the contents have remained undifferentiated from the nucleus". Однако Н. К а с ь я н о в ь (1901, стр. 368) иначе толкует факты: „Besondere stark lichtbrechende, gleichmäßig dicke Fasern, welche vom Entoderm bis zum Ektoderm die ganze Dicke der Gallerte durchsetzen,... würden... nicht direkte Fortsätze der gewöhnlichen Entodermzellen, wie es Korotnew annimmt, sondern nur Ausscheidungsprodukte der Drüsenzellen. Genauere Untersuchung der Art der Verzweigung der Fasern an dem Entoderm bestätigt.. diese Vermuthung". А именно: „dringen mehrere Fibrillen, welche sich zu einer Faser vereinigen, zwischen die Entodermzellen ein, können also keine Fortsätze der Zellbasen sein. Man kann einige Endfibrillen an der Drüsenzelle sich ausbreiten sehen, als ob die letztere davon umspinnen wäre. In anderen Fällen konnte ich sehr deutlich die feinen Verzweigungsfibrillen der Fasern in großer Zahl zwischen die Zellen eindringen und ziemlich hoch heraufsteigen sehen, ohne dass Beziehungen zu den Drüsenzellen hervortraten; vielmehr verbreiteten sich die Fibrillen auch auf andere Zellen... Nicht alle Endfibrillen der Fasern gehen in das Entoderm hinein, einige verbreiten sich auch unter demselben". Эти данные Н. К а с ь я н о в а, мне кажется, не говорят за вѣрность его представлѣнія, скорѣе приходится принять взглядъ I. Clark'a, что мы имѣемъ здѣсь дѣло съ клѣтками—самъ Н. К а с ь я н о в ь указываетъ: „an der Verzweigungsstelle der Faser wurde zuweilen ein rundlicher Körper von unregelmäßiger Form gefunden, welcher aber kaum ein Kern sein kann; er färbt sich sehr blass". Однако едва-ли подобное образование можетъ быть чѣмъ-нибудь инымъ кромѣ ядра. Что касается структуры вол конъ, то совершенно правильнымъ мне представляется слѣдующее описаніе Н. К а с ь я н о в а — „die Substanz der entodermalen Lamelle um die Auswüchse des Entoderms und um die davon abgehenden Fasern anders beschaffen war, wodurch gewissermaßen Röhren gebildet wurden, in welchen die Fasern innerhalb der entodermalen Gallertlamelle verliefen". Я могъ бы добавить лишь, что эти оболочки изъ уплотненной галлерты распространяются и на весь дальнѣйшій ходъ отростка, давая впечатлѣніе особаго эластичнаго волокна. Однако вопросъ этотъ долженъ быть рѣшенъ лишь



дальнѣйшими изслѣдованіями, которыя должны выяснитъ также, стоятъ-ли эластичныя волокна галлерты *Lucernaridae* совершенно изолированно, какъ кажется на основаніи имѣющихся данныхъ, или имѣются ихъ гомологи и въ другихъ группахъ медузъ.

У *Charybdea marsupialis* C. Claus (1878, стр. 259) констатируетъ, что „die Gallerte von feinen, an elastische Fasern erinnernden Fibrillen durchsetzt, welche, als Verdichtungen in der Grundsubstanz entstanden“. Они богато развиты, но не образуютъ сѣтей и пластинокъ, какъ это встрѣчается у *Rhizostoma*, *Cephea* и т. д. „Die Fibrillen sind überall senkrecht ausgespannt und theilen sich in einiger Entfernung von der ektodermalen Oberfläche... in 2 oder 3 feine auseinander weichende Endfasern, an denen sich jedoch oft die Theilung wiederholt. Häufig erscheinen die Fibrillen in Folge der Schrumpfung (in starkem Alkohol), beziehungsweise Faltung der Grundsubstanz wie gedreht oder regelmässig spiral gedreht, im natürlichen Zustand sind dieselben dagegen wie straffe Fäden ausgespannt. Am dichtesten gehäuft treten sie unterhalb der Längsfurchen auf... An diesen Stellen convergiren die dichten Fibrillenzüge nach der Richtung der Rinne“.

О Maas (1897 стр. 39) сходныя эластичныя волокна у *Periphyllidae* описываетъ такъ: „dieselben erscheinen... nicht als das von Haeckel gezeichnete wirre Fasernetz, sondern haben eine ganz gesetzmässige Anordnung. Sie spannen sich, ähnlich wie ich dies früher von einer *Craspedoten*, *Pegantha*, beschrieben habe, zwischen Exumbrellar—und Subumbrellarseite aus; eine Anzahl dünner Fäden legt sich nach innen zu einer dickeren Faser zusammen, mehrere solche Fasern vereinigen sich zu einem stärkeren Stämmchen“. Последній имѣетъ спиральные извивы. Слабѣ развитыя и слабѣ вѣтвящіяся эластичныя волокна находитъ О. Маас также у *Atolla*. Подобную картину даютъ О. и R. Hertwig (1878, стр. 56) для эластичныхъ волоконъ *Nausithoe*—„Die-selben sind ziemlich dick und zerfallen sowohl nach der Oberfläche des Schirms als nach der Subumbrella zu durch rasch auf einander folgende dichotomé Theilung in feine besenreiserartige Faserbündel“.

Изъ приведенныхъ выше данныхъ можно видѣть, что волокнистыя образованія эксумбреллярной галлерты *Charyb-*

deidae и Coronata построены одинаково, совершенно сходны повидимому, съ описаннымъ у нѣкоторыхъ изъ гидромедузъ (Aequorea, Octorchis, Mitrocoma, Pegantha) и не имѣютъ клеточнаго характера. Что касается присутствія клеточныхъ элементовъ въ галлертѣ Periphyllidae и Atolla — „manchmal wie in einer klèinen Höhlung... gelegen“, какъ отмѣчаетъ О. Маас (1897, l. cit.) — и отсутствія ихъ въ галлертѣ Nausithoe и Charybdeidae, по С. Клаусу (1883 и 1878, 2), то эти факты позволяютъ намъ заключить, что клетки галлерты здѣсь не играютъ никакой роли въ смыслѣ образованія указанныхъ волоконъ.

Картина волокнистыхъ образований эксумбреллярной галлерты Semaestomeae и Rhizostomeae довольно значительно разнится отъ описаннаго у Charybdeidae и Coronata.

У *Polypodium hydriforme* мы имѣемъ, повидимому, упрощенныя отношенія, принадлежащія къ ряду Semaestomeae и Rhizostomeae, а именно, по А. Липину (1911, стр. 385), у этой формы „ist die gallertartige Schicht von feinen Fäserchen und von kleinen Zellen mit Fortsätzen durchsetzt“, причемъ кабой-либо правильности въ ходѣ волоконъ не наблюдается.

Относительно *Pelagia noctiluca* мы читаемъ уже у А. Кёлликера (1865, стр. 99), что волокна „in der Nähe des Epithels der convexen Scheibenfläche liegen... horizontal, einander parallel und ungemein dicht, weiter nach innen lockerer und in verschiedenen Richtungen, bis sie zum Ende ganz schwinden und in den inneren Lagen fehlen“ О. и Р. Херtwig (1878, стр. 56) указываютъ, что волокна у *Pelagia* „verästeln... sich nicht allein, sondern verschmelzen und verflechten sich auch zu Netzen. Namentlich lösen sie sich auf der dorsalen Seite unter dem Epithel in ein dichtes Gewirr von Fäden auf“. У *Chrysaora* С. Клаус (1878, 1, стр. 37) находитъ, что „die Schwebgallerte entbehrt wie bei *Pelagia* der eingelagerten Zellen durchaus... Dann aber sind die unabhängig von Zellen entstandenen elastischen Faserzüge und Netze ausserordentlich dicht und reich ausgebildet“. У *Cyanea capillata* волокна галлерты также, по А. Кёлликеру, проходятъ „vorzüglich horizontal, d. h. parallel den Scheibenoberflächen,... bilden... hier entschiedene Netze, welche an den Stellen, wo mehrere Fasern zusammentreffen, Verbreitungen darbieten, die häufig wie Zellenkörper aussehen, ohne

wirklich solche zu sein. Einzelnes anlangend, so sind die Fasernetze an der convexen Scheibenfläche viel entwickelter und reichlicher, als an der concaven Seite. Vor Allem liegen dort unmittelbar unter dem Epithel ungemein dichte Netze feinster Fasern, dann folgen lockerere und immer lockerere Netze stärkerer Fasern mit starken verbreiterten Stellen, bis am Ende im Innern der Scheibe, wo die Fasern tangential und radial verlaufen, die letzteren immer spärlicher werden und stellenweise ganz verschwinden“. У энтодермального эпителия повторяется та же картина, но волоконъ бываетъ меньше. Къ этому описанію можно добавить, что Th. Eimer (1878) вромѣ указанныхъ волоконъ наблюдалъ въ галлертѣ еще протоплазматическія волокна, причемъ оба рода волоконъ незамѣтными переходами связаны другъ съ другомъ и (стр. 183) „Sämmtliche Faden sind... als Fortsätze des Ektoderms zu erkennen“. Въ противоположность *C. capillata* R. Lendenfeld (1882, стр. 472) находитъ у *C. annaskala* клѣтки— „unregelmäßig zerstreut in der Gallerte“—и волокна двухъ родовъ, „die einen sind glatt und hyalin, die anderen rauh und körnig... (стр. 473) Die beiden Faserarten... sind wohl unterscheiden und es giebt gar keine Zwischenformen.... Die an Zahl weit überwiegenden, etwa 99% oder mehr ausmachenden hyalinen Fasern sind sehr lang und dünn, sie reichen wahrscheinlich von der aboralen bis zur oralen Exumbrellarfläche, denn es gelingt nie das Ende einer Fibrille aufzufinden. Sie anastomosiren wahrscheinlich nicht und sind nur sehr selten verzweigt... Jedenfalls sind die hyalinen Fasern einfache Bindegewebsfibrillen“. „Die Fibrillen der Gallerte... durchsetzen den Schirm in einer der Axe annähernd parallelen Richtung... In der Nähe sowohl der ektodermalen wie der entodermalen Begrenzung der Exumbrella biegen die Fibrillen um und verlaufen dicht unter dem Epithel in tangentialer Richtung“. Подобный ходъ волоконъ, какъ отмѣчаетъ это и R. Lendenfeld, отличаетъ *C. annaskala* отъ *C. capillata*, приближая ее до известной степени къ Charybdeidae.

Относительно волоконъ галлерты *Aurelia aurita* мы имѣемъ данныя M. Schultze (1856, стр. 316—317), которыя были уже выше отмѣчены, а именно: „Diese Fasern zeigen sich... als 0,001—0,0001" breite, zum Theil also unmessbar feine Eäden, homogen, glashell, blass contourirt. Sie

laufen gestreckt in allen Richtungen, theilen sich häufig und verbinden sich unter einander unter allen möglichen Winkeln. Oft verbinden sich mehrere Fasern, nachdem sie allmählig breiter wurden, zu einer äusserst blassen, homogenen Platte, in welcher die Faserrichtung durch feinste Strichung angedeutet ist. Diese Fasern der Intercellularsubstanz stehen nirgends mit den Ausläufern der Zellen in Verbindung, sondern sind ein ganz selbständiges Fasersystem“. Также О. и Р. Hertwig (1878, стр. 56) указывают на тонкость волоконъ *Aurelia*, „bei der uns eine Zeit lang die Existenz der Fasern sogar zweifelhaft erschien“. Сходно съ этими данными О. Hamann (1882, стр. 259) находитъ эластичныя волокна галлерты *Rhizostomeae* то очень тонкими, то довольно толстыми и иногда образующими настоящую сѣть. R. Lendenfeld (1888, стр. 248) описываетъ эти волокна *Rhizostomeae* слѣдующимъ образомъ: „Die glatten Fibrillen sind drehrund und nicht plattgedrückt. Sie verlaufen im Allgemeinen senkrecht vom Magen zum Schirmrücken; hier biegen sie sich um und ihre Enden bilden ein tangential ausgebreitetes Geflecht dicht unter dem Epithel des Schirmrückens... Diese Fasern verzweigen sich scheinbar normalerweise gar nicht... (Sie) entspringen am Magenrücken und sind direkt mit der äussersten, dem Entoderm anliegenden Gallertschicht verschmolzen. Hier findet sich keine Spur eines tangentialen Netzwerkes“. Однако кромѣ эластичныхъ волоконъ R. Lendenfeld отмѣчаетъ существованіе волоконъ другого рода—это (стр. 249) „die seltenen und viel unregelmässiger vertheilten kernigen Fasern... sie sind... nicht Bindegewebsfibrillen, sondern Zellenausläufer und durchsetzen die Gallerte in ganz unregelmässiger Weise. Ihnen dürfte wohl die Funktion mit zukommen, die Gallerte zu ernähren; einige davon sind jedoch nervös“... (стр. 248) „Kommen granulöse Fasern nur sehr selten vor und in vielen Fällen ist es gar nicht möglich solche überhaupt nachzuweisen“. Совершенно сходно описывалъ эластичныя волокна въ галлертѣ *Cassiopea polypoides* C. Keller (1883, стр. 640), но онъ считаетъ располагающіяся непосредственно подъ эктодермальнымъ эпителиемъ за „ein zweites Fasersystem, welches nicht in die Tiefe geht, sondern der Schirmoberfläche parallel verläuft“.

Я не буду вдаваться въ критическій разборъ приведенной литературы, касающейся волокнистыхъ образованій галлерты *Semaestomeae* и *Rhizostomeae*, потому что считаю необходимымъ для подобнаго разбора появленіе новаго, современнаго по методамъ изслѣдованія фактическаго матеріала, но нужные намъ общіе выводы можно сдѣлать и изъ имѣющихся данныхъ. Такъ, можно видѣть, что волокнистыя образованія представлены здѣсь главнымъ образомъ эластичными волокнами, построенными и расположенными у разныхъ формъ болѣе или менѣе сходно. Съ другой стороны расположеніе ихъ до нѣкоторой степени приближается въ имѣющемся у *Charybdeidae*, но едва-ли можетъ быть произведено отъ него. Неклѣточный характеръ указанныхъ волоконъ не подлежитъ сомнѣнію, тѣмъ болѣе что имѣются въ небольшомъ количествѣ другого рода образованія—„зернистыя волокна“, которыя представляютъ изъ себя не что иное, какъ отростки клѣтокъ.

Клѣточные элементы присущи галлертѣ большинства разсматриваемыхъ формъ—*Rhizostomeae* и *Aurelia* имѣютъ клѣтки въ галлертѣ, у *Cyanea annaskala*, по R. Lendenfeld'у (1882), онѣ также встрѣчаются, во у *C. capillata* отсутствуютъ, какъ это отмѣчаютъ А. Kölliker (1865), С. Claus (1878, 1 и 2), Th. Eimer (1878) и т. д., наконецъ, *Pelagidae* ихъ совершенно лишены (*Pelagia noctiluca*, по А. Kölliker'у (1865), *Pelagia* и *Chrysaora*, по С. Claus'у (1878, 1) и т. д.). М. Schultze (1856, стр. 314) такъ описываетъ клѣточные элементы галлерты *Aurelia aurita*: „In einer vollständig durchsichtigten Grundsubstanz liegen... Zellen, etwa von der Grösse der Eiterzellen, aber nicht rund wie diese, sondern nach mehreren Seiten in feine Fortsätze ausgezogen... Die... nur an ganz frischen Präparaten wahrnehmbaren Ausläufer der Zellen ziehen gestreckt durch die Intercellularsubstanz den benachbarten Zellen und Zellenausläufern entgegen, um sich mit denselben zu verbinden,... nicht selten... sich auch frei in der Intercellularsubstanz zu verlieren“. Отростки пропадаютъ при дѣйствіи различныхъ веществъ или при отмираніи. А. Kölliker (1865, стр. 109) находилъ у *Cassiopea* лишь амебоидные звѣздчатые элементы. С. Claus (1878, 2, стр. 259) сходно съ нимъ описываетъ клѣтки въ галлертѣ *Aurelia*, *Discomedusa* и *Rhizostoma* какъ амебоидные въ живомъ состояніи элементы, становящіеся

овальными или звѣздчатыми послѣ консервировки; то-же самое указываетъ Th. Eimer (1878). Иначе представляется дѣлю по даннымъ O. Hamann'a (1882), констатирующимъ присутствіе звѣздчатыхъ и овальныхъ клѣтокъ въ галлертѣ Rhizostomeae, а именно (стр. 259): „Indem die Entodermzellen die Gallerte ausscheiden, werden die angrenzenden Zellen mit in dieselbe hineingerissen. Sie werden nun wie vorher zur Bildung der Gallerte so auch zur Ernährung derselben thätig sein“, откуда названіе для этихъ элементовъ, предлагаемое O. Hamann'омъ, „коллобласты“. R. Lendenfeld находитъ ихъ въ галлертѣ *C. annaskala* (1882, стр. 4-2) — „meist liegen sie paarweise, viel seltner einzeln oder in Gruppen zu viere“, но у Rhizostomeae этотъ авторъ описываетъ (1888, стр. 250) уже клѣтки 3-хъ родовъ — круглыя, звѣздчатой формы и амебоцитовъ. Первые являются собственно коллобластами, распределены въ галлертѣ равномерно, обыкновенно попарно; звѣздчатые клѣтки встрѣчаются въ галлертѣ группами, и (стр. 252) „es scheint, dass alle Sternzellen der Schirmgallerte durch... Fäden miteinander in direktem Zusammenhang stehen, aber es ist mir nicht gelungen, irgend welchen Zusammenhang zwischen den Sternzellen und epithelialen Elementen, etwa den subepithelialen Ganglienzellen, aufzufinden... Sie üben wohl, eben so wie die runden Colloblasten auf die Gallerte und besonders auf die Ernährung und das Wachsthum derselben einen lebhaften Einfluss aus“. Оба эти рода клѣтокъ галлерты, по мнѣнію R. Lendenfeld'a, смѣшивались прочими авторами и не являются амебоидно подвижными элементами. C. Keller (1883, стр. 638) у *Cassiopea polypoides* круглыя или съ отростками клѣтки галлерты принимаетъ за коллобластовъ, а кромѣ того находитъ еще пигментные элементы.

Всѣ эти описанія клѣточныхъ элементовъ въ галлертѣ Semaestomaeae и Rhizostomaeae подчеркиваютъ лишь неклѣточный характеръ ея эластичныхъ волоконъ. Что-же касается дѣятельности этихъ элементовъ какъ образователей основного вещества, то подобная функція становится въ извѣстной мѣрѣ сомнительной, разъ мы видимъ что галлерта *Polagidae* и *C. capillata* совершенно сходна съ галлертой *C. annaskala*, *Aurelia* и Rhizostomaeae, и въ то-же время у первыхъ въ ней не имѣется никакихъ клѣточныхъ элементовъ. Скорѣе слѣдуетъ признать въ этихъ клѣткахъ амебоцитовъ, которые не



оказываютъ на галлерту и ея волокнистыя образованія никакого вліянія въ смыслѣ ихъ развитія, хотя, конечно, возможность образованія основного вещества этими элементами не исключена. Къ такому-же выводу приводитъ насъ фактъ нахожденія клѣтокъ въ галлертѣ *Periphyllidae* и *Atolla* и отсутствія ихъ у *Nausithoe* и *Charybdeidae*, тогда какъ галлерта и ея волокна у всѣхъ этихъ формъ развиты почти одинаково.

Заканчивая описаніе опорныхъ образованій сцифомедузъ, намъ остается дать ихъ общую характеристику. Указанныя образованія всюду въ тѣлѣ животного составляютъ единую систему, отдѣляющую эктодермальные производныя отъ энтодермальныхъ и заходящую въ складки, образуемая тѣмъ или другимъ эпителиемъ. Эти образованія представлены болѣе или менѣе значительными пластами галлерты, при чемъ на лицо всѣ переходы отъ галлертной опорной пластинки щупалецъ или краевыхъ тѣлецъ до мощной массы эксумбреллярной галлерты. По строенію галлерта является гомогенной и безструктурной, довольно часто ясно слоистой и со стороны энтодермы бываетъ обычно дифференцирована ввидѣ пограничной перепонки. Эта послѣдняя можетъ совершенно отсутствовать, или достигать различной степени толщины; со стороны эктодермального эпителія пограничная перепонка всегда присутствуетъ, но бываетъ тонка. Субумбреллярная галлерта болѣею частью не содержитъ волокнистыхъ образованій, а именно: лишь *Semaeostomeae* и *Rhizostomeae* мѣстами снабжены ими; напротивъ въ эксумбреллярной галлертѣ они всегда присутствуютъ, нѣсколько различаясь по своему виду въ группѣ *Charybdeidae* и *Coronata* отъ имѣющагося у *Semaeostomeae* и *Rhizostomeae*, но и тутъ и тамъ это образованія не клѣточного характера. Клѣточные элементы и образуемая ими воловна встрѣчаются у нѣкоторыхъ представителей *Coronata*, *Semaeostomeae*, у всѣхъ *Rhizostomeae* (и. можетъ быть, *Lucernaridae*), но, очевидно, являются лишь мигрировавшими въ галлерту амебоцитами и не представляютъ существеннаго компонента этой послѣдней, то совершенно отсутствуя, то находясь въ достаточномъ количествѣ у близко стоящихъ другъ къ другу формъ, галлерта которыхъ ничѣмъ инымъ не разнится.

Если сравнить опорныя образованія сцифомедузъ съ тѣмъ, что было выше дано относительно этихъ образованій



гидромедузъ, придется констатировать, что общій планъ ихъ расположенія и строеніе въ обѣихъ группахъ одинаковы. Однако въ частностяхъ у сцифомедузъ наблюдается всюду бѣльшее осложненіе организаціи. Такъ, у гидромедузъ ввидѣ мощной галлерты представлены опорныя образованія лишь въ эксумбреллѣ, въ прочихъ мѣстахъ имѣются опорныя пластинки; у сцифомедузъ мы находимъ всюду слои галлерты, правда, въ различной степени развитые. Далѣе, у гидромедузъ въ нѣкоторыхъ случаяхъ совершенно незамѣчается волоконъ въ галлертѣ, у сцифомедузъ такое состояніе присуще только субумбреллярной галлертѣ *Lucernaridae*, *Charybdeidae*, *Coronata* и нѣкоторымъ участкамъ ея у *Semaeostomeae* и *Rhizostomeae*. Затѣмъ, эластичныя волокна представлены у гидромедузъ или совсѣмъ невѣтвящимися или вѣтвящимися съ концовъ, но образуютъ всегда несложныя системы, у сцифомедузъ эти системы представляютъ очень сложныя сплетенія у выше организованныхъ представителей. Наконецъ, въ галлертѣ гидромедузъ совсѣмъ не бываетъ клѣтокъ (исключая по О. и Р. Н е r t w i g'амъ, 1878, только *Rhopalopelta* съ очень небольшимъ количествомъ клѣточныхъ элементовъ вокругъ радіальныхъ каналовъ), тогда какъ у сцифомедузъ клѣтки въ галлертѣ свойственны большинству выше организованныхъ семействъ.

Однако, въ общемъ, какъ у гидромедузъ, такъ и у сцифомедузъ извѣстныя участки опорныхъ образованій являются ввидѣ болѣе или менѣе значительныхъ скопленій галлерты—неклѣточной, безструктурной, гіалинной массы, которая отграничена отъ прилежащихъ эпителиевъ пограничными перепонками. Изъ этихъ послѣднихъ располагающаяся у энтодермального эпителія бываетъ не всегда развита и представляетъ лишь дифференцировку галлерты. Въ большинствѣ случаевъ галлерта содержитъ волокнистыя образованія неклѣточного характера. Такъ можно характеризовать галлерту медузъ.

Въ заключеніе я обращаю вниманіе на указанный мною выше фактъ общепризнанной гомологіи галлерты и опорныхъ пластинокъ, представляющихъ изъ себя лишь очень тонкіе и, вѣроятно, уплотненныя галлертные слои. Опорная пластинка полипа съ одной стороны и галлерта медузы съ другой представляютъ два крайнихъ члена одного ряда опорныхъ образованій,

получившіеся въ результатъ приспособленія къ особымъ условіямъ существованія у ведущаго сидячій образъ жизни полипа и у свободно плавающей пелагической медузы. Исходной формой опорныхъ образований, слѣдовательно, мы должны признать средне развитый слой галлертнаго, безструктурнаго вещества, всюду въ тѣлѣ отдѣляющій производныя эктодермы отъ производныхъ энтодермы.

Перейдемъ теперь къ вопросу о происхожденіи опорныхъ образований рассмотренныхъ нами группъ *Coelenterata*. Данные эмбриологій, къ которымъ прежде всего приходится обращаться въ подобныхъ случаяхъ, оказываются здѣсь совершенно недостаточными. Пользуясь тщательной сводкой фактовъ, касающихся развитія гидромедузъ, которая дана А. К ü h n'омъ (1913), можно сказать, что описываемыя образования появляются приблизительно на стадіи планули ввидѣ тонкихъ перепонокъ, отдѣляющихъ эктодерму отъ энтодермы, но точныхъ указаній на происхожденіе ихъ отъ одного изъ этихъ двухъ пластовъ или отъ обоихъ сразу не имѣется. Также обстоитъ дѣло собственно и у сцифомедузъ. Относительно *Lucernaridae*, напр., W. W i e t r z y k o w s k i (1912, стр. 48) указываетъ, что „au début du stade à 4 tentacules la mésoglée apparaît pour la première fois en quantité appréciable“.... но „je n'ai aucune raison d'attribuer l'origine de la mésoglée à l'un ou à l'autre des deux feuillets épithéliaux et je suis plutôt porté à croire que tous deux contribuent à sa formation“. J. H y d e (1894, стр. 547) относительно планули *Aurelia* говоритъ, что „eine gallertartige Ausscheidung... sich in sehr dünner Lage... zwischen beiden Keimschichten befindet“. Сходно звучатъ данные О. F r i e d e m a n n'a (1902, стр. 252) относительно галлерты сцифистомы *Aurelia aurita*, гдѣ онъ констатируетъ только, что „die zwischen beiden Blättern der Larve sich hinziehende Stützlamelle ist zunächst sehr schmal und völlig homogen“.

Только болѣе позднія стадіи развитія и состояніе опорныхъ образований у взрослыхъ животныхъ позволяютъ притти къ нѣкоторымъ опредѣленнымъ выводамъ относительно происхожденія рассматриваемыхъ образований. Лишь историческое значеніе имѣетъ здѣсь тотъ взглядъ, по которому галлерта медузъ представляетъ изъ себя произвольное одной эктодермы, какъ это, напр., указывалъ Е. H a e s k e l (1865)

для Geryonidae, А. Коротневъ (1876) для Lucernaridae, Th. Eimer (1878) для различныхъ сцифомедузъ—онъ былъ основанъ или на невѣрныхъ аналогіяхъ или на неправильно понятыхъ фактахъ. Солидно обоснованными являются въ настоящее время два другіе взгляда, а именно: опорныя образования происходятъ или на счетъ энтодермы, или на счетъ обоихъ пластовъ, т. е. эктодермы и энтодермы.

Однако сначала мы разберемъ вопросъ въ болѣе узкихъ рамкахъ, сконцентрировавши вниманіе на происхожденіи эксумбреллярной галлерты медузъ вмѣстѣ съ ея пограничной перепонкой, подстилающей энтодермальный эпителий и являющейся лишь дифференцировкой указанной галлерты.

О. и R. Hertwig (1878, стр. 58) формулируютъ свой взглядъ въ самой общей формѣ—„Das Gallertgewebe betrachten wir als ein Product des Entoderms“, также и E. Naeskel (1881, стр. 146), оставивъ свое прежнее предположеніе объ эктодермальномъ происхожденіи галлерты, считаетъ еѣ „als structurlose Ausscheidung des Entoderms“. Точныя и опредѣленные данныя относительно эксумбреллярной галлерты гидромедузъ почерпаемъ мы изъ цитированныхъ выше (162 стр.) изслѣдованій О. Мааса (1892) и В. Заленскаго (1911). Первый изъ нихъ констатируетъ, что при почкованіи Cypina имѣется въ эксумбреллѣ тонкая пограничная перепонка, которая подстилаетъ эктодермальный эпителий, и подъ которой со стороны энтодермы развивается слой эксумбреллярной галлерты такъ, что отъ энтодермального эпителия онъ ничѣмъ не ограниченъ, а при его развитіи происходитъ быстрое потребленіе прилежащихъ частей вѣтовъ этого эпителия. Ergo галлерта—продуктъ энтодермального эпителия.—В. Заленскій совершенно сходно утверждаетъ, что у Solmundella галлерта развивается въ промежуткѣ между пограничной перепонкой эктодермального эпителия и энтодермальнымъ слоемъ, т. е. представляетъ продуктъ этого послѣдняго, а не эктодермального эпителия.

Относительно сцифомедузъ C. Claus (1878, 1, стр. 38, а также 1883) рѣшительно утверждаетъ: „für die Entwicklung und das Wachsthum der Scheibensubstanz der Acalephen das Entoderm ganz entschieden in den Vordergrund tritt“. Этотъ—же авторъ (1892), развивая свои взгляды далѣе, описываетъ (стр. 3), что при развитіи Cotylorhiza

уже самая молодая сцифистомы имѣютъ „zwischen 2 Blättern in reichlichster Weise eine helle, flüssige Schicht ausgeschieden, welche mit dem flüssigen Inhalt der angrenzenden, blasig aufgetriebenen Entodermzellen übereinstimmt und als peripherisches Ausscheidungsproduct derselben betrachtet werden muß.... (Въ галлертѣ) Faserzüge von festerem Gefüge, die kaum anders denn als abgerissene Partien der peripherischen Zellhäute, sowie mit in die Gallert aufgenommenen Theile des plasmatischen Inhaltes der Zellen gedeutet werden können“. У молодой эфире, „welche schon eine verhältnissmässig dicke Umbrellargallerte... besitzt,... nicht nur dass die... plasmatischen Theile in der Gallerte viel reicher auftreten und diese als ein feines Netzwerk von Fasern und hier und da eingesprengten Körnchen, sowie von rechtwinklig zu den Grenzflächen derselben gestellten Fäden durchsetzen, auch die Zahl der mit eingetretenen zelligen Elemente ist eine bedeutend vermehrte und die Beziehung derselben zu den Entodermzellen unverkennbar, aber auch durch den directen Zusammenhang und die feste Verbindung beider Gewebsschichten als Schichten des Entoderms gegenüber dem Verhalten des unverändert gebliebenen Ektoderms ..ausser allen Zweifel steht... (стр. 5). Bei *Cotylorhiza* verlieren die anfangs säulenförmigen Zellen des Entoderms mit der Dickenzunahme der Gallertschicht beträchtlich an Höhe, bis sie in der zur Lösung reifen Ephyra auf ihren an Plasma reicheren kernhaltigen Abschnitt reducirt erscheinen, während der vacuolisirte peripherische Abschnitt zur Erzeugung jener gebraucht ist. Man gewinnt daher im Anschluss an die Structur der Gallerte die Vorstellung, dass es sich bei der Bildung derselben nicht um einfache peripherische Ausscheidung seitens des Entoderms mit vereinzelt in diese einwandernden Zellen, sondern zugleich um eine Einschmelzung der peripherischen flüssigeren Abschnitte nebst der in die Peripherie gerückten Theilungsproducte der Zellen zu einer Art Syncytium mit bindegewebigem Charakter handelt“.

Сходно съ описаннымъ О. Маас'омъ (1892) и С. Клаус'омъ (1892), но не поддерживая возрѣній послѣдняго на синцитій, понимаетъ А. Липинъ происхождение галлерты у *Polypodium hydriforme*, какъ онъ сообщалъ мнѣ это въ личныхъ разговорахъ. Характернѣйшимъ фактомъ яв-

ляется здѣсь существованіе слоя мышцъ между опорной перепонкой подъ энтодермальнымъ эпителиемъ и между галлертой, непосредственно примыкающей къ энтодермальному эпителию, причѣмъ мышцы эти энтодермальнаго происхожденія. Откуда можно безъ всякихъ сомнѣній заключить объ образованіи галлерты на счетъ энтодермальнаго эпителия Polypodium.

Производя галлерту отъ энтодермы, уже О. и R. Hertwig (1878, стр. 58) указывали: „beim Hydroidpolypen durch die Stützlamelle repräsentirt, wächst es bei der Meduse zu solcher Mächtigkeit heran, dass es schliesslich besonderen ernährender Zellen bedarf, welche sich, wie wohl kaum zweifelhaft sein kann, ebenfalls vom Entoderm herleiten. Die Gallerte entsteht also, wie so manche Bindesubstanzformen, zuerst als Secret einer epithelialen Zellschicht, in welches erst später Zellen eingeschlossen werden“. C. Claus (1880) говорить въ своихъ „Основахъ зоологіи“ (стр. 275): „Bei zahlreichen Schirmquallen sind in der Gallerts substanz spindelförmige Zellen zerstreut, welche während des Wachstums vom Entoderm aus aufgenommen... Diese Zellen haben wahrscheinlich den Werth nutritiver, die Absonderung der Gallerts substanz befördernder Elemente“. Отсюда уже одинъ шагъ къ тому взгляду, который, какъ нельзя болѣе соотвѣтствуя господствующей тенденціи всюду выдвинуть впередъ клетку, принималъ, что галлерта есть продуктъ заключающихся въ ней клетокъ. Уже О. Натанн (1882, стр. 259) далъ этимъ элементамъ названіе „коллобластовъ“—галлертообразователей. Онъ полагаетъ (1882, 1, стр. 533), что опорныя пластинки гидроидныхъ полиповъ образуются, какъ выдѣленія клетокъ энтодермы, и коллобластовъ онъ производитъ также отъ энтодермы. Особенно ярко высказалъ этотъ взглядъ R. Lendenfeld (1888, стр. 250) при описаніи галлерты Rhizostomeae. „Ich bin der Ansicht, dass diese Zellen die Bildner der Gallerte sind und dieselbe in konzentrischen Schichten an ihrer Oberfläche ausscheiden. Wenig Substanz genügt, um mit diffundirendem Wasser vermischt eine große Quantität von Gallerte zu liefern. Diese Zellen stammen vom Entoderm der Magenoberseite.... Sie wandern von hier aus in die Gallerte ein, indem sie passiv durch die von ihrer unteren Seite ausgeschiedenen Gallertmassen gehoben und vom Entoderm entfernt werden. Am Entoderm schnüren sich aber immer

неue Colloblasten ab, welche nun sich selber auf der von ihnen producirten Gallerte erheben und die älteren Colloblasten noch mehr von ihrem Mutterboden entfernen: auf diese Weise wächst der Schirm in die Dicke. Die ältesten Colloblasten liegen dicht unterhalb des Schirmrückens, die jüngsten dem Gastrovascularraum zunächst. Wie oben erwähnt, vermehren sich die Colloblasten durch Theilung und wir müssen annehmen, dass sie sich auch noch innerhalb der Gallerte, wenn sie von ihrem Mutterboden abgeschnitten sind, ernähren können, da die alten Colloblasten des Schirmrückens, welche sich schon mehrfach getheilt haben, nicht kleiner sind, als jene Colloblasten, welche dicht über dem Magen liegen. Diese Ernährung kann nur in der Weise stattfinden, dass die Nährflüssigkeit, welche im Gastrovascularraum enthalten ist, durch die Gallerte diffundirt und auf diese Weise den Colloblasten zugeführt wird“. C. Keller (1883, стр. 638) видитъ въ коллоблестахъ также, быть можетъ, исключительныхъ образователей галлерты *Cassiopea polyroides*.

Однако послѣдующія и, что важно, эмбриологическія изслѣдованія не поддерживаютъ указаннаго взгляда на клѣточные элементы галлерты, а именно: I. Hyde (1894, стр. 558) относительно восьмещупальцевой сцифистомы *Aurelia* говоритъ, что „sieht man in der Gallerte Kerne und Fibrillen, die sich allmählich vermehren. Diese wie die Gallerte scheinen von dem Entoderm herzurühren, da sich im inneren Ende des Entoderms ähnliche Kerne und Gallerte vorfinden“. Также и выше приведенные (стр. 179) мною факты относительно существованія клѣтокъ въ галлертѣ однихъ формъ и отсутствія ихъ въ совершенно сходно построенной галлертѣ близкихъ формъ говорятъ противъ призванія за этими клѣтками особой роли въ образованіи галлерты, хотя возможность образованія ими галлерты наряду съ прочими элементами энтодермы, конечно, неисключена.

Итакъ, не подлежитъ сомнѣнію, что эксумбреллярная галлерта является продуктомъ энтодермального эпителия. Быть можетъ, въ этомъ процессѣ на ряду съ указаннымъ эпителиемъ играютъ нѣкоторую роль и клѣтки галлерты, происходящія отъ послѣдняго. Какъ мы видѣли, данныя различныхъ авторовъ относительно происхожденія ихъ чрезвычайно сходны, и лишь O. Friedemann (1902, стр. 253)



указываетъ, что у *Aurelia aurita* кромѣ элементовъ, происходящихъ изъ энтодермы, имѣются клѣтки, которыя мигрируютъ изъ эктодермального эпителия.

Если такимъ образомъ вопросъ о происхожденіи эксумбреллярной галлерты оказался возможнымъ рѣшить точно, то далеко нельзя сказать того же относительно прочихъ опорныхъ образований медузъ. Прежде всего приходится подчеркнуть значительную самостоятельность пограничной перепонки, подстилающей эксумбреллярный эпителий, отъ эксумбреллярной галлерты. Уже С. Claus (1883, стр. 8) указываетъ, что у сцифистомы *Chrysaora* граница галлерты „nach dem Ektoderm durch eine zarte, schwer nachweisbare Lamelle bezeichnet wird, wohl einem Ausscheidungsproduct von der Basis der Ektodermzellen“. Данные О. Мааса (1892) относительно *Cunina* и В. Заленскаго (1911) относительно *Solmundella* вполне опредѣленно показываютъ, что у этихъ гидромедузъ пограничная перепонка подъ эктодермальнымъ эпителиемъ эксумбрелли развивается раньше появленія галлерты, которая формируется позже совершенно, повидимому, независимо отъ нея. На то же указываютъ отношенія, описанныя А. Липинымъ (1911) у *Polypodium*, гдѣ слой мышцъ энтодермального происхожденія отдѣляетъ галлерту отъ опорной пластинки, располагающейся подъ эктодермальнымъ эпителиемъ. Однако эти факты не говорятъ еще за эктодермальное происхожденіе рассматриваемой пограничной перепонки—они лишь позволяютъ заключить, что до развитія эксумбреллярной галлерты между эктодермой и энтодермой существуетъ опорная пластинка подобно тому, какъ мы видимъ это на всемъ остальномъ пространствѣ тѣла. Эмбриологическія данныя вполне подтверждаютъ нашъ выводъ. Я повторю слова J. Hyde (1894, стр. 547), что у планули *Aurelia* „eine gallertartige Ausscheidung... sich in sehr dünner Lage... zwischen beiden Keimschichten befindet“, и указаніе О. Фриедманна (1902, стр. 252), по которому до стадіи восьмищупальцевой сцифистомы у *Aurelia* „die zwischen beiden Blättern der Larve sich hinziehende Stützlamelle ist... sehr schmal und völlig homogen“.

Что касается субумбреллярной галлерты сцифомедузъ, то точныхъ данныхъ относительно ея происхожденія у насъ нѣтъ. Можно привести по этому поводу, впервыхъ, то общее соображеніе, что разъ энтодермальному эпителию эксумбрелли



присуща рѣзко выраженная способность производить значительныя массы галлерты, нѣтъ основаній отрицать это качество и у прочихъ участковъ указаннаго эпителия, хотя, быть можетъ, и не въ такой значительной степени развитое. Во вторыхъ, за то-же говоритъ уже отмѣченный нами выше фактъ образованія значительной массы галлерты у *Polypodium bydriforme* не въ эксумбреллѣ, какъ у прочихъ сцифомедузъ, а на ротовомъ конусѣ и на щупальцахъ, т. е. въ субумбреллѣ на счетъ энтодермального эпителия этой части тѣла. Наконецъ, строеніе нѣкоторыхъ участковъ субумбреллярной галлерты *Semaeostomeae* и *Rhizostomeae* одинаковое съ имѣющимся въ ихъ эксумбреллярной галлертѣ указываетъ и на одинаковый источникъ происхожденія, т. е. энтодерму. Однако, если вполнѣ вѣроятнымъ является образованіе значительныхъ слоевъ субумбреллярной галлерты сцифомедузъ на счетъ энтодермального эпителия, всё-же данныя эмбриологіи, приведенныя нами выше, а также сравненіе съ гидромедузами приводятъ насъ къ выводу, что развитіе значительныхъ массъ субумбреллярной галлерты должно было произойти вторично, первично-же на этомъ мѣстѣ располагается обыкновенная опорная пластинка.

Итакъ, въ концѣ концовъ мы неминуемо подходимъ къ вопросу о происхожденіи опорныхъ пластинокъ у медузъ. Какъ выше (стр. 182) было мною отмѣчено, эмбриологическія данныя оказываются здѣсь совершенно недостаточными, и приходится обратиться къ сравнительной анатоміи, а также къ сопоставленію съ тѣми указаніями, которыя мы имѣемъ относительно гомологичныхъ образованій у гидроидныхъ полиповъ. У послѣднихъ несомнѣнно происхожденіе опорныхъ пластинокъ отъ обоихъ зародышевыхъ пластовъ, т. е. отъ эктодермы и отъ энтодермы. Къ этому-же выводу приходимъ мы при сопоставленіи фактовъ, наблюдаемыхъ у медузъ. Такъ у медузъ сходно съ полипами наблюдается проникновеніе опорныхъ, пограничныхъ волоконъ между вѣтвѣтокъ эктодермального эпителия. Это было отмѣчено К. Schneider'омъ (1892) у *Carmarina hastata*, а В. Шевяковъ (1889, стр. 29) указываетъ подобныя отношенія въ краевыхъ тѣльцахъ *Charybdea marsupialis*. Затѣмъ, для всѣхъ гидромедузъ характерно присутствіе опорной пластинки въ складкѣ эктодермального эпителия, образующей *velum*. Обѣ

приведенныя категоріи фактовъ безусловно говорятъ за происхожденіе опорныхъ образованій на счетъ эктодермы, и здѣсь можно указать на сходный взглядъ С. Claus'a (1883), высказанный имъ относительно пограничной перепонки подъ эксумбреллярнымъ эпителиемъ сцифистомы *Chrysaora*. Съ другой стороны сходный фактъ присутствія пограничной перепонки въ складкахъ энтодермального эпителия, образующихъ септы гастроваскулярной полости сцифомедузъ, въ связи съ общей способностью энтодермы производить галлертные образованія несомнѣнно говоритъ за участіе въ образованіи опорныхъ пластинокъ энтодермального эпителия. Слѣдовательно, какъ у гидROIDНЫХъ полиповъ, такъ и у гидро—и сцифомедузъ опорныя пластинки являются продуктомъ обоихъ эмбріональных пластовъ, т. е. эктодермы и энтодермы. Къ такому-же выводу приходитъ С. Chun (1897, стр. 319) у гидромедузъ, а относительно сцифомедузъ мы находимъ у О. Maas'a (1909, стр. 214): „wahrscheinlich jedoch sind in der frühen Entwicklung (галлерты) beide Blätter beteiligt, später, wenn das Ectoderm mehr differenziert ist (Subumbrella) oder reduziert (Exumbrella), vorwiegend das Entoderm“. Однако уже А. Kölliker (1865, стр. 89) говорилъ: „nun lehrt... die Bildungsgeschichte der Siphonophoren und der Scheiben der einfachen Medusen, dass diese Substanz niemals Zellen enthält und wird somit klar, dass dieselbe als Ausscheidungsproduct der epithelialen Lagen dieser Thiere aufzufassen ist (Claus). Ich glaube noch weiter gehen und sagen zu dürfen, dass es vor Allem die äussere Epitheliallage ist, die die fragliche Gallerte liefert, welche somit eine Art colossaler „basement substance“ darstellen würde“. Также и Е. Haesckel (1881, стр. 145) видитъ въ опорныхъ пластинкахъ „Ausscheidungen von Epithelien“. Слѣдовательно, взглядъ, по которому опорныя пластинки являются продуктомъ какъ эктодермы такъ и энтодермы, и который оказывается господствующимъ теперь, беретъ свое начало почти отъ первыхъ изслѣдователей названныхъ образованій *Coelenterata*.

Для созданія полной картины опорныхъ образованій *Coelenterata* намъ слѣдуетъ теперь рассмотреть эти образованія у *Anthozoa*. Кстати, я укажу, что не смотря на большой интересъ, представляемый *Stenophora*'ми, я всё-же не буду

затрагивать этой группы, какъ довольно рѣзко обособленной отъ прочихъ Coelenterata, стоящихъ другъ въ другу гораздо ближе, чѣмъ къ гребневикамъ.

Общепризнаннымъ фактомъ считается, что у Anthozoa всюду въ тѣлѣ эктодермальные производныя отдѣлены отъ энтодермальныхъ слоемъ типичной, т. е. содержащей клѣтки и волокна, соединительной ткани, которая заходитъ также въ складки энтодермы—септы—и ея выросты. Расположеніе вполне сходное съ описаннымъ уже для другихъ группъ Coelenterata.

Однако въ группѣ Cerianthidae мы встрѣчаемъ гораздо болѣе примитивную структуру опорныхъ образований. Уже О. и Р. Hertwig (1879, стр. 568) указываютъ, что въ щупальцахъ и въ ротовомъ дискѣ у Cerianthus опорная пластинка является, какъ „eine ziemlich dünne Lamelle, die auf dem Querschnitt homogen ist, bei der Betrachtung von der Fläche eine feine Faserung erkennen lässt“... Въ ней „fehlen besondere Bindegewebszellen“ всюду въ тѣлѣ—„im Vergleich zu den Actinien bedingt dies wieder einen wichtigen Unterschied“. Относительно *Cerianthus americanus* L. Ag. I. Р. Mc. Murrich (1890, стр. 142) даетъ сходное указаніе: „The Mesogloea is homogeneous and destitute of cells“ Тоже самое описываетъ Ch. Gravier (1904, стр. 268) у *Dactylactis benedeni* Grav.: „La couche mésogléique est extrêmement réduite en épaisseur dans la paroi murale; pas plus dans la colonne que dans les tentacules, je n'y ai trouvé ni cellules, ni noyaux. Examinée à un fort grossissement, elle montre dans son épaisseur des fibrilles très minces“. Эти факты вполне опредѣленно устанавливаютъ, что среди Anthozoa у Cerianthidae подобно гидроидному полицу или сцифополипу, до стадіи съ 8-ю щупальцами, имѣется опорная пластинка, совершенно несодержащая клѣтокъ, но обнаруживающая слабую волокнистость. Основываясь на данныхъ А. Goette (1897, стр. 349) можно заключить, что сходныя отношенія представляютъ опорныя образованія нѣкоторыхъ другихъ Anthozoa при ихъ развитіи: а именно: онъ наблюдалъ у активній *Ceractis aurantiaca*, *Heliactis bellis* и *Bunodes gemmacea*, что „in den 8 zähligen Larven aller drei Arten ist zwischen den beiden Epithelschichten der Körperwand und der Septen und Falten nichts weiter zu sehen als eine sich lebhaft färbende

dünne und strukturlose Lamelle“ Въ дальнѣйшемъ этотъ авторъ находитъ у *Bunodes gemmacea*, что опорная пластинка становится толще, и въ ней „lassen sich... Faserzüge und Zellen unterscheiden. Die ersteren durchziehen die Körperwand in jeder Richtung, bald mehr glatt, bald wellenförmig gebogen, und dringen an der Basis jedes Septum in dieses ein; die mit Ausläufern versehenen Zellen liegen zwischen den Fasern, meist ihrem Zuge folgend. Das parietale Ektoderm ist alsdann von dieser Stützlamelle nur noch stellenweise scharf getrennt; dazwischen ist die Grenze ganz unbestimmt und der anstoßende basale Theil des Ektoderms völlig aufgelockert, so dass es bei einzelnen Zellen zweifelhaft bleibt, ob sie noch dem Ektoderm oder schon der Stützlamelle angehören. Ich erblicke darin eine unregelmäßige Einwanderung oder Einverleibung ektodermalen Theile in die parietale Stützlamelle, deren zellige Elemente daher insgesamt auf das Ektoderm zurückzuführen wären... In den Septen, wo die Stützlamelle ganz ähnliche Verhältnisse aufweist, wird wohl das Entoderm dieselbe Rolle spielen wie das Ektoderm der Körperwand“. У *Heliactis* наблюдалось вмѣсто описаннаго вроспаніе въ опорную пластинку сплошныхъ эктодермальныхъ тяжей.

Также въ общемъ описываютъ А. Ковалевскій и А. Маріонъ (1883) развитіе опорныхъ образований у *Alcyonaria*. Они констатируютъ, что со времени дифференцировки эктодермы и энтодермы и въ теченіе всего періода развитія ввидѣ плавули у *Sympodium coralloides* и *Clavularia petricola* Kov. и Mar. между обоими зародышевыми пластами находится опорная пластинка — m. propria, которая (стр. 16) „est incontestablement une formation de l'endoderme“. У *C. petricola*, кромѣ того, въ плавулѣ наблюдаются (стр. 22) „fausses cloisons, qui ne sont en réalité autre chose que des dépôts de substance gélatineuse sécrétée par... cellules endodermiques, s'attachant à la lamelle fondamentale, et s'unissant ensuite complètement avec elle, ou se détruisant“ Однако въ селтахъ у *Sympodium* (стр. 18) основная перепонка слѣдуетъ за складками энтодермального эпителия, „dans l'intérieur desquels se dépose une substance gélatineuse exsudée par les cellules ectodermiques“ Послѣ прикрѣпленія личинки (стр. 19) „dans l'ectoderme, au début, toutes les cellules étaient pressées les unes contre les autres; mais, peu à peu,

une substance gélatineuse conjonctive est exsudée par ces cellules dont une portion est demeurée appliquée contre la cuticule externe pour former un revêtement épithélial; tandis que d'autres, subissant une sorte de migration, se sont enfoncées plus profondément dans le feuillet externe, là où cette substance gélatineuse s'amassait". После образования щупалецъ изъ многихъ изъ мигрировавшихъ клѣтокъ эктодермы начинается образованіе склеритовъ, т. е. клѣтки эти являются склеробластами

Въ полномъ соотвѣтствіи съ приведенными данными стоитъ описаніе опорныхъ образований у *Alcyonium palmatum* Pall., данное К. Schneider'омъ (1902, стр. 639) — „Durch den Besitz einer Cutis unterscheiden sich die Alcyonarien wesentlich von den Zoanthariern Während die Stützlamelle der Zoantharien von Ektoderm und Entoderm zugleich geliefert wird, ist die Cutis der Alcyonarien ein spezifisch ektodermales Produkt, das ausserdem durch... Spicula charakterisiert ist. Es scheint, dass vom Entoderm nur eine diesem unmittelbar anliegende dünne Lamelle geliefert wird, die sich unscharf von der eigentlichen Cutis abgrenzt und z. B. die Stützlamelle der Septen allein bildet". Въ цѣлозартѣ „die Cutis besteht aus einer weichen Bindesubstanz von lederartigen Konsistenz und aus den eingelagerten... Zellen. In der Bindesubstanz lassen sich eine homogene, reich entwickelte, Grundsubstanz und zarte bindige Fibrillen, die vor Allem im Umkreis der Entodermröhren verlaufen und hier flächenhaft angeordnet sind, unterscheiden. Wo sie vorkommen, ist die Grundsubstanz stark reduziert, so dass sich von selbst die Ableitung der Fibrillen durch Verdichtung der letzteren ergibt". Въ полипахъ cutis развитъ гораздо слабѣе, но структурной разницы отъ описаннаго не замѣчается. Въ эктодермальномъ эпителии „überall und während des ganzen Lebens erfolgt eine Vermehrung der Zellen, die zur Entstehung der Cutiszellen führt. Zweierlei Elemente werden gebildet. Erstens... Körnerzellen („Mit der Bildung der Bindesubstanz scheinen sie nichts zu thun zu haben").. zweitens Bindezellen und Sklerоблаsten... An Stellen, wo die Zellvermehrung besonders lebhaft ist, erscheint der einschichtige Charakter des Epithels und die platte Form der Ektodermzellen verwischt; die Zellen sind... unscharf von den in die Tiefe ein-

sinkenden, neugebildeten Cutiszellen getrennt. So bewahren die Körnerzellen und Skleroblasten zunächst subepitheliale Lage und erst allmählich werden sie durch Abscheidung von Bindesubstanz vom Epithel getrennt. Es scheint übrigens, dass beiderlei Elemente amöboid beweglich sind“. Къ этому очень полному описанію остается лишь прибавить, что въ пограничной пластинкѣ энтодермы К. Schneider отмѣчаетъ волокнистость. Е. Pratt (1905) впоследствии показала, что зернистыя вѣтки мезоглеи К. Schneider'a или „нервный плексусъ“ въ некоторыхъ другихъ авторовъ являются производными энтодермального эпителия, съ чѣмъ соглашается и Н. Касьяновъ (1908) на основаніи своихъ наблюденій. Однако это было лишь подтвержденіемъ взгляда, равнѣе высказаннаго S. Hickson'омъ (1895). У послѣдняго автора относительно опорныхъ образований *Al. digitatum* указано (стр. 367) далѣе только, что „the mesogloea... is composed of a thick homogeneous substance“. То-же самое было отмѣчено Н. Касьяновымъ (1908).

Довольно подробно описываетъ опорныя образованія *Pteroides griseum* Boh. А. Niedermeyer (1911, стр. 53). Мезоглея, по этому автору, „in den Pinnae, im Stiel und im Bulbus erreicht... eine große Mächtigkeit, an anderen Stellen des Körpers, wie z. B. in den Tentakeln wird sie zu einer verschwindend dünnen Lamelle von 1,5—2  $\mu$  Stärke; diese Lamelle erscheint durchaus homogen. Sie ist aber dort, wo sie stärker entwickelt ist, keineswegs homogen, sondern weist deutlich eine fibrilläre Struktur auf... Diese Fibrillen gehören zu den Struktureigentümlichkeiten der Mesogloea und sind nicht, wie Bourne meint, ein Artefact, das durch die Einwirkung der Reagentien bei der Präparation entstanden ist“. Кроме того въ мезоглеѣ располагаются многочисленныя вѣтки, „die zum Teil vom Ektoderm, zum Teil aber auch vom Entoderm abstammen, und in die Mesogloea eingewandert sind“.

Что касается описаній болѣе раннихъ авторовъ, то я долженъ указать, что у G. Koch'a (1887) мы находимъ крайне мало относительно мезоглеи *Alcyonaria*; онъ указываетъ лишь, что она образована гиалиновымъ основнымъ веществомъ, въ которомъ заключаются вѣтки 2-хъ родовъ: питающія основное вещество и производящія склериты. Далѣе



онъ дастъ болѣе подробныя описанія этихъ вѣтвѣй. Гораздо больше данныхъ получаемъ мы у А. К ö l l i k e r'a (1865, стр. 111), такъ у *Alcyonium palmatum* и *A. digitatum* имѣется „eine helle consistente Gallerte in reichlicher Menge, in der neben sternförmigen Zellen auch noch hier und da Fasern, ähnlich denen der Medusen, sich finden... Dieselben an vielen Stellen ganz fehlen und da, wo sie häufig sind, mehr nur eine Streifung der Grundsubstanz darstellen... Doch habe ich auch isolirbare und gut ausgesprochene Fasern gesehen, und zwar bei *Al. palmatum* und vor Allem bei *Al. confertum* Dana., *Nephthya chabroli* zeigt... in ihrer Bindesubstanz eine undeutlich faserige Grundsubstanz und spärliche kleine Spindelzellen... (стр. 116) Unter den Alcyonarien findet sich faseriges Bindegewebe bei *Spoggodes celosia* und *Ammonothea virescens*. Bei *Spoggodes* bestehen die Septa, ohne Reagentien untersucht, aus einem schön lockigen, sehr zierlich aus feinen Fäserchen zusammengesetzten Bindegewebe... Bei *Ammonothea* ist die Bindesubstanz ebenfalls deutlich feinfaserig“ и кромѣ того, конечно, имѣются вѣтвочные элементы. Относительно Pennatulidae А. К ö l l i k e r указываетъ (стр. 112), что они „besitzen im Allgemeinen eine feste Bindesubstanz mit Zellen, deren Grundsubstanz vom Homogenen bis zum deutlich Faserigen variirt, und deren Zellen nicht selten verkümmert sind“—такъ у *Renilla* этотъ авторъ описываетъ гомогенное основное вещество безъ вѣтвѣй, по присутствіе этихъ послѣднихъ несомнѣнно, такъ какъ въ галлертѣ находятся склериты. *Pennatula* и *Pteroides* „besitzen unter dem Epithel eine gut entwickelte Cutislage mit Kalkkörpern, die aus einer undeutlich faserigen, derberen Bindesubstanz... besteht... *Veretillum cynomorium*... besitzt ein deutlich fibrilläres Bindegewebe in reichlicher Menge“. У Gorgonidae, наконецъ, основное вещество гомогенно, иногда лишь бываетъ замѣтна полосатость.

Сопоставляя приведенные факты и оставляя въ сторонѣ несущественныя для насъ противорѣчія, мы видимъ, что опорныя образованія *Ostocorallia* представлены различной толщины слоемъ галлерты не вѣтвочнаго характера, которая проксимально, т. е. со стороны энтодермального эпителия имѣетъ хорошо выраженную пограничную перепонку. Въ галлертѣ у разныхъ формъ въ различной степени развиты волокнистыя



образованія, являющіяся по происхожденію неклеточными. Клеточные элементы всегда въ ней присутствуютъ и бываютъ двухъ родовъ—это или амебоциты энтодермального происхожденія или подобныя же клетки эктодермального происхожденія, склеробласты. Особенный интересъ представляетъ развитіе галлерты, а именно: бóльшая ея часть оказывается продуктомъ эктодермального эпителия, тогда какъ энтодермальный эпителий производитъ лишь прилежащую пограничную перепонку—отношенія обратныя существующимъ въ эксумбреллярной галлертѣ медузъ. Быть можетъ, такой своеобразный ходъ развитія опорныхъ образованій *Ostocorallia* слѣдуетъ поставить въ связь съ присутствіемъ у нихъ склеробластовъ эктодермального происхожденія, мигрирующихъ въ подлежащій слой тѣла.

Какъ уже мы видѣли (стр. 190), болѣе примитивныя отношенія имѣются у *Serianthidae*—соотвѣтствующія, повидимому, начальнымъ стадіямъ развитія пограничныхъ образованій у прочихъ *Anthozoa*—остальныя *Hexacorallia* представляютъ уже бóльшую дифференцировку названныхъ образованій. А. К ö l l i k e r (1865, стр. 113) отмѣчаетъ у *Actiniacea* и *Zoanthacea* присутствіе въ основномъ веществѣ клетокъ и структурныхъ дифференцировокъ. Такъ „*Adamsia palliata* zeigt in der Hautlage und den Septis eine dünne Lage von Binde substanz, deren Grundsubstanz auf senkrechten Schnitten gleichartig, an Flächenansichten fein streifig ist... *Discosoma fuegiense* besitzt ebenfalls eine streifige, dem fibrillären sich annähernde Binde substanz, dieselbe ist jedoch in der Haut und den Scheidewänden mächtig entwickelt... *Saccanthus purpurascens* endlich bietet in allen aus Binde substanz gebildeten Theilen.. eine einfache, nicht streifige Grundsubstanz mit vielen, dieselbe in der Richtung der Dicke durchsetzenden feinen faserartigen Gebilden“. (стр. 116) У *Actinia* и *Edwardsia* описываемый слой состоитъ даже „aus einem dichten Filz entschieden fibrillären Bindegewebe, dessen Fasern vor Allem longitudinal und transversal verlaufen... Eine bestimmte Schichtung ist an diesem Gewebe nicht zu erkennen... An der Oberfläche der Haut wird das Bindegewebe in einer dünnen Zone... mehr homogen und stellt eine Basement Membrane dar“. У *Zoanthacea* на спиртовомъ матеріалѣ А. К ö l l i k e r наблюдалъ „in einer homogenen oder

parallel der Oberfläche feinstreifigen Grundsubstanz... eine große Menge von zelligen Elementen und von Fasern“.

О. и Р. H e r t w i g (1879, стр. 489) описывают опорный слой щупалецъ активнѣе какъ „ein überall gleichmässig dickes Häutchen, das aus feinen durch eine homogene Zwischensubstanz verbundenen Fasern besteht. Zwischen den Fasern liegen zahlreiche kleine theils stern-theils spindelförmige Bindegewebszellen, die in lange und dünne sich verästelnde Ausläufer übergehen“. У *Anthea* и *Sagartia* различимы (стр. 490) „2 Schichten, eine äussere und eine innere..., die sich durch eine verschiedene Richtung ihrer Bindegewebsfibrillen und ihrer Zellen von einander absetzen. In der äussern dünnen Schicht verlaufen die Fibrillen, den Muskelfasern parallel, in der Längsachse des Tentakels, in der inneren Schicht dagegen kreuzen sie jene unter rechtem Winkel und schliessen sich so dem Verlauf der entodermalen Muskelfasern an“. На ротовомъ дискѣ опорная пластинка утолщается и „setzt sich aus zahlreichen dünnen Fibrillenlagen zusammen, die sich durchflächten und ein dichtes filzartiges Gewebe bilden, das sich mit Nadeln nicht in seine Fasern zerlegen lässt“. Въ стѣнѣ тѣла и подошвѣ опорная пластинка достигаетъ наибольшей толщины, но строение ея сходно съ описаннымъ для ротового диска, отмѣчу лишь (стр. 501), что волокна „in jeder Lage parallel angeordnet sind und sich abwechselnd unter rechtem Winkel kreuzend bald longitudinal bald quer verlaufen“. Наконецъ, въ глоточной трубкѣ опорная пластинка имѣетъ (стр. 516) „nur unmittelbar unter dem Ektoderm und Entoderm... die Bindegewebsfasern zu 2 festeren Lagen zusammengewoben, der Zwischenraum aber wird durch ein lockeres Gewebe ausgefüllt. In einer reichlicher vorhandenen homogenen Grundsubstanz verlaufen geschlängelte Bindegewebsfasern von ziemlicher Stärke; die Bindegewebszellen sind protoplasmareicher... ganz kugelig oder entsenden nur wenige und kurze Fortsätze. Nach abwärts verdünnt sich das Mesoderm immer mehr zu einer gleichmässig dünnen Lamelle, welche aus sehr locker geflochtenen, aber durch ihre Dicke auffallenden Bindegewebsfasern besteht“.

Очень подробно и сходно съ данными братьевъ О. и Р. H e r t w i g описываетъ опорную пластинку *Anemonia sulcata* Penn. К. S c h n e i d e r (1902, стр. 635—638): „Die

Stützlamelle ist eine von beiden Keimblättern stammende Bindegewebsbildung. Sie zeigt an verschiedenen Stellen sehr verschiedenes Aussehen, nicht allein in der formalen, sondern auch in der strukturellen Beschaffenheit... Die Stützlamelle der Tentakeln ist eine kräftige, straffe Lage von Fasersubstanz, in der Bindefibrillen und eine spärliche Grundsubstanz, sowie die zugehörigen Bindezellen, zu unterscheiden sind. Die letzteren liegen gewöhnlich in hellen vacuolenartigen Räumen, die wohl nicht Schrumpfungsprodukte, sondern Ansammlungen von Lymphe darstellen... Entsprechend den aus Ekto-und Entoderm einwandernden Zellen öffnen sie sich auch gelegentlich gegen die Epithelien... Die Gefüge der Lamelle ist ein dichtes, festes. Die Bindefibrillen sind gleichmässig feine, glatt begrenzte, Elemente von unbestimmbarer Länge, die von einer spärlichen Grundsubstanz verkittet werden. Sie stellen nichts anderes dar als Verdichtungen dieser Grundsubstanz. Während letztere sich nur schwach färbt, tingiren sie sich mit der van Gieson Methode rot... Sie sind in einer äusseren longitudinalen und in einer inneren cirkulären Lage angeordnet... Derbere Fasern fehlen. Die Bindezellen sind kleine spindel—oder sternförmige Elemente, deren Fortsätze nur eine kurze Strecke weit sich erstrecken und gelegentlich Verästelungen zeigen. Von einem reichen plasmatischen Netze in der Lamelle ist nichts wahrzunehmen, vielmehr fällt sowohl die geringe Zahl der Zellen wie der Fortsätze auf... Die Orientierung des Zelleibs und der Fortsätze entspricht... der (Längsstreckung) der Bindefibrillen“. На ровномъ дискѣ и въ стѣнѣ тѣла опорная пластинка много толще, и расположеніе волоконъ сложнѣе—слои ихъ чередуются другъ съ другомъ, но снаружи и снутри находится по слою съ кольцевыми волокнами, кромѣ того встрѣчаются „untergeordnete Systeme etwas schräg verlaufenden Fibrillen“. При сокращеніи тѣла то одни, то другія волокна принимаютъ волнистый ходъ. Въ стѣнкѣ глоточной трубки „ist das Fibrillengefüge ein lockeres“. Въ подошвѣ „zeigt die Lamelle... teilweise Auflockerung, wobei eine helle Zwischensubstanz oder Lymphe auftritt. Aussen liegt eine dünne, innen eine dickere, Schicht dicht gedrängter Fibrillen; die letztere lockert sich allmählich gegen aussen hin auf, derart dass die Fibrillen nur vereinzelt, nicht bündelweise, und weniger regelmäs-

sig orientiert verlaufen. Zugleich mit der Fibrillenauflockerung tritt eine Anreicherung der Bindezellen ein“. Наконецъ, въ мезентеріальныхъ утолщеніяхъ сентъ „besteht die Lamelle aus zarten dichten Grenzschiechten gegen die Epithelien hin, während dagegen das Innere, dort wo die Lamelle sich verdickt, stark aufgelockert ist, ja unter dem Drüsenstreifen im oralen Bereiche des Wulstes nur aus hyaliner Zwischensubstanz mit eingelagerten Zellmassen besteht“. Кѣтъки, находящіяся въ опорной пластинкѣ проникаютъ туда какъ изъ покровнаго эпителія, такъ и изъ эпидермальнаго.

Къ подробнымъ и точнымъ описаніямъ братьевъ О. и Р. Hertwig и К. Schneider'a я приведу для примѣра данныя Ф. Рах'a (1910). Такъ (стр. 232), у *Stoichactis helianthus* Ell. „die Mesogloea zeichnet sich neben einem großen Reichtum an Zelleinschlüssen durch eine auffallend lockere, faserige Struktur aus“; у *Cystiactis koellikeri* Pax (стр. 181) „die Mesogloea ist sehr kräftig entwickelt, die Bindegewebsfasern, die sie bilden, sind zu einem äusserst dichten Gewebe verfilzt, in dem Zellkerne nur ganz vereinzelt auftreten“. Интересно его описание мезоглеи *Paradiscosoma neglectum* Duch. и Mich. (стр. 216), „die fast aller Zelleinschlüsse entbehrt“ и „gliedert sich deutlich in 2 verschiedene Schichten, eine ganz kompakte, entodermwärts gelegene, die höchstens ein Drittel des gesamten Breite einnimmt, und eine mehr lockere, dem Ectoderm benachbarte, auf die etwa zwei Drittel der Breite entfallen. Die schmalere, nach innen gelegene Schicht zeichnet sich durch ihre leichte Tingierbarkeit mit Säurefuchsin aus, das die äußere schwerer aufnimmt“. Относительно *Zoanthacea* Ф. Рахъ даетъ также нѣкоторыя указанія—у *Palythoa grandis* Verr. (стр. 274) „die Mesogloea zeigt den in der Familie der Zoanthiden häufigsten Bau: ein feinfaseriges, mit Zellen reich durchsetztes Bindegewebe“; у *Palythoa mamillosa* Ell. и Sol. (стр. 262) „unterscheidet sich die Mesogloea ...wesentlich durch ihren Reichtum an scharf hervorstehenden Bindegewebsfasern. Ähnlich wie bei *Isaurus tuberculatus*, finden wir auch hier zahlreiche, meist von einer hellen Kapsel umgebene Bindegewebszellen“ У послѣдняго вида (стр. 254) „in einer nahezu homogenen Grundmasse, die nirgends auch nur die Andeutung einer fibrillären Struktur zeigt, liegen... elliptische, seltner kreisrunde,

gelatinöse Kapseln... Jede dieser Kapseln enthält nur eine einzige Zelle... Dieser Bau der Mesogloea begegnet uns in typischer Ausbildung innerhalb der Zoanthiden nur bei der Gattung Epizoanthus, unter den Actiniaceen bei mehreren Familien, nirgends aber so deutlich wie bei.. *Bolocera*". Кромѣ того энтодермальный эпителий *Isaurus tuberculatus* Gray (стр. 253) „weicht von dem (Bau) des Ectoderms der übrigen Zoanthiden nicht unerheblich ab. Von der Mesogloea steigen nämlich in gleichmäßigen Abständen senkrecht zur äußern Oberfläche verhältnismäßig breite Bindegewebslamellen empor, die über dem Ectoderm sich kuppelförmig vereinigen und es auf diese Weise in eine Anzahl polygonaler Platten zerlegen. Über dem Ectoderm zieht sich dann noch—von ihm selber ausgeschieden—eine feine Cuticula hin, die meist mit Sandkörnchen und andern Fremdkörpern inkrustiert ist und an den Präparaten gerade wegen dieser starken Inkrustation sehr leicht abgewischt wird". *Zoanthus sociatus* Ell. представляет то-же явление, но слабѣе выраженное—(стр. 240) „von der Subcuticula Gewebsbrücken senkrecht zur Mesoglaea ziehen und so eine direkte Verbindung zwischen beiden Schichten herstellen". Что касается мезоглеи этого вида, то она гомогенна и содержитъ многочисленныя клѣтки. Указанное соединеніе мезоглеи съ субкутикулой сходно до извѣстной степени съ отмѣченнымъ у гидроидныхъ полиповъ провѣновеніемъ выростовъ опорной пластинки между клѣтокъ эктодермального эпителия до кутикулы.

Въ заключеніе я долженъ указать еще, что L. Faurot (1895, стр. 68) находитъ, что мезоглея активнѣй „présente, le plus souvent, une structure lamelleuse et fibrillaire; parfois aussi, comme dans l'oesophage, elle paraît homogène. Dans la paroi du corps, elle se laisse dissocier en lamelles hyalines, que les coupes longitudinales et transversales montrent disposées en couches superposées parallèles et concentriques. Sur ces mêmes coupes, on observe que les lamelles sont formées de fibrilles courant circulairement autour de l'axe longitudinal de la colonne. Dans les cloisons, ces lamelles et ces fibrilles sont, au contraire, parallèles à cet axe... (стр. 71) Sur des parties très légèrement contractées, le parallélisme des membranes disparaît; il se produit d'abord des ondulations, qui, à mesure que la contraction devient plus forte, s'enche-

vêtrent les unes dans les autres et finissent par former comme un réseau très embrouillé de fibrilles". Данныя L. Faugot, основанныя на тщательныхъ изслѣдованіяхъ, едва-ли могутъ внушать сомнѣнія въ ихъ вѣрности.

Приведенные факты показываютъ, что у *Hexacorallia* такъ же, какъ и у *Octocorallia*, опорный слой тѣла является галлертой весьма различной толщины, неклѣточного характера. Въ ней существуетъ въ различной степени выраженная слоистость, но пограничныя перепонки, повидимому, не наблюдаются; кромѣ того болѣею частью присутствуютъ волокна, которыя могутъ быть или очень слабо развитыми или достигать такой значительной дифференцировки, что вся ткань принимаетъ характеръ рѣзко волокнистый. Волокна являются неклѣточными образованіями. У всѣхъ *Hexacorallia*, за исключеніемъ *Serianthidae*, въ галлертѣ находятся амебоидные клѣточные элементы, мигрирующие сюда какъ изъ эктодермы, такъ и изъ энтодермы и, повидимому, неиграющіе никакой роли въ образованіи галлерты, а тѣмъ болѣе ея волоконъ. Образованіе галлерты идетъ болѣе или менѣе равномерно на счетъ прилежащихъ эпителиевъ эктодермального и энтодермального.

Такимъ образомъ въ группѣ *Anthozoa*, какъ и у прочихъ разсмотрѣнныхъ выше *Coelenterata*, исходнымъ состояніемъ является галлертная опорная пластинка, несодержащая клѣтокъ. Хотя А. Ковалевскій и А. Маріонъ (1883) считаютъ несомнѣннымъ ея происхожденіе на счетъ энтодермы, однако отрицать участіе въ этомъ процессѣ также и эктодермы едва-ли возможно. Рѣшительныхъ данныхъ эмбриологія въ настоящее время намъ еще не дастъ. Въ дальнѣйшемъ, безусловно, опорныя образованія *Anthozoa* являются продуктомъ какъ эктодермального, такъ и энтодермального эпителиевъ.

Недалеко ушедшими отъ этого исходнаго пункта въ развитіи опорныхъ образованій оказываются *Serianthidae*, хотя, повидимому, и у нихъ въ опорной пластинкѣ имѣются волокна. У всѣхъ остальныхъ, т. е. у значительнаго большинства *Anthozoa*, опорныя образованія всегда содержатъ клѣтки и волокна, и въ концѣ концовъ мы имѣемъ у многихъ формъ среди *Hexacorallia* настоящую волокнистую ткань, т. е. такое



повышеніе организаціи, какового не достигаютъ ранѣе разсмотрѣнныя нами группы Coelenterata.

Если среди Hexacorallia мы имѣемъ дѣло, повидимому, съ равномернымъ нарастаніемъ галлерты на счетъ обоихъ эпителиальныхъ слоевъ и съ дальнѣйшей ея дифференцировкой, то нѣсколько иную и крайне интересную картину даютъ опорныя образованія Octocorallia—ихъ мы можемъ противопоставить галлертѣ колокола медузъ: насколько у этихъ послѣднихъ преобладаетъ развитіе галлерты на счетъ энтодермального эпителия, въ то время какъ эктодермальный эксумбреллярный эпителий принимаетъ участіе лишь въ образованіи тонкой наружной пограничной перепонки галлерты, настолько у Octocorallia главную роль въ продукціи галлертнаго вещества играетъ эктодермальный покровный эпителий, энтодерма же участвуетъ лишь въ образованіи проксимальной пограничной перепонки указаннаго слоя. Этотъ фактъ съ исключительной рѣзкостью подчеркиваетъ, что опорныя, галлертныя образованія Coelenterata являются продуктомъ обоихъ эпителиевъ, эктодермального и энтодермального.

---

Итакъ, мы видимъ, что у всѣхъ Coelenterata существуетъ особая, единая система опорныхъ образованій, располагающихся всюду въ тѣлѣ между эктодермальнымъ и энтодермальнымъ эпителиями или же въ ихъ складкахъ и являющаяся ввидѣ различной толщины галлертнаго слоя, который всегда бываетъ неклѣточного характера и представляетъ продуктъ обоихъ прилежащихъ эпителиевъ. Въ галлертѣ можетъ присутствовать слоистость, могутъ дифференцироваться въ различной степени всегда неклѣточные волокна, и наконецъ въ нее могутъ мигрировать клѣточные элементы изъ прилежащихъ эпителиевъ.

Перечисленные факторы въ разномъ развитіи и различныхъ сочетаніяхъ производятъ все разнообразіе строенія опорныхъ образованій Coelenterata, начиная съ гомогенной опорной пластинки гидроидныхъ полиповъ и кончая мощной галлертой колокола сцифомедузъ или волокнистой тканью актиній. Однако въ каждой изъ разобранныхъ нами группъ—Hydrozoa, Scyphozoa и Anthozoa—можно констатировать



ряды формъ, начинающіеся примитивными по строенію ихъ галлерты представителями и заканчивающіеся болѣе высоко организованными въ этомъ отношеніи. Процессъ во всей его полнотѣ представляется лишь при разсмотрѣніи всѣхъ трехъ указанныхъ группъ, что обуславливается разными путями, по которымъ идетъ дифференцировка и осложненіе въ каждой изъ нихъ, и степенью повышенія организациі, достигаемой при этомъ. Низшую степень въ развитіи опорныхъ образованийъ представляютъ Hydrozoa, болѣе высоко стоятъ и достигаютъ большей сложности эти образования у Scyphozoa, и, наконецъ, наиболѣе дифференцированными они оказываются у Anthozoa.

---

Что же представляютъ изъ себя опорныя образования Coelenterata, для которыхъ существеннымъ и постояннымъ является присутствіе основного вещества неклеточнаго характера, представляющаго изъ себя продуктъ прилежащихъ клеточныхъ слоевъ, и для которыхъ присутствіе или отсутствіе клеточныхъ элементовъ въ этомъ веществѣ оказывается лишь несущественнымъ признакомъ? Такъ можемъ теперь мы поставить вопросъ. Раньше онъ формулировался иначе, а именно: присутствіе или отсутствіе клетокъ считалось существенно важнымъ, что стоитъ, конечно, въ связи съ господствовавшей и господствующей тенденціей всюду ставить на первый планъ только клетку. При чрезмѣрномъ увлеченіи клеткой, являющейся дѣйствительно *primum movens* всякаго живого организма, значеніе клеточныхъ элементовъ въ каждомъ частномъ случаѣ сплошь и рядомъ мало подвергалось оцѣнкѣ, и фактъ нахожденія клетокъ приравнивался факту констатированія ихъ главнаго, рѣшающаго значенія въ данномъ образованіи. Въ качествѣ примѣра такой формулировки, а въ связи съ ней и неправильной постановки интересующаго насъ вопроса я приведу слѣдующія слова R. Böhm'a (1878, стр. 80): „Sollen nun aus diesem einheitlichen Gewebe (ectodermales Epithel) zwei verschiedene entstehen, so kann das doch nur heissen, dass sich ein Theil der Zellen von übrigen absondert und durch irgendwelche Modificationsvorgänge von diesen differenzirt. Ohne diese Zellabsonde-

rung ist keine neue Gewebebildung möglich, denn „der Begriff d. Gewebes bezeichnet stets ein einheitliches Aggregat von Zellen von bestimmter, morphologischer (und meist auch physiologischer) Beschaffenheit“. Bei den acraspeden Medusen geht eine solche Differenzirung eines Theils der Zellen der ursprünglich einheitlichen Schicht in der That vor sich. Diese trennen sich von den übrigen, indem sie Gallertsubstanz rings um sich ausscheiden und so mit dieser ein neues, von dem Epithel verschiedenes Gewebe („Gallertgewebe“) bilden. In der Gallertsubstanz der Craspedoten liegen nirgends Zellen, dieselbe allein kann also auch nicht ein neues Gewebe bilden“.

Сходно R. S. Bergh (1894, стр. 179) пишет по поводу соединительной ткани: „Bei den Hydroidpolypen fehlt diese Gewebsgruppe allerdings gänzlich, und bei der Quallengruppe der Craspedoten finden sich auch keine wirklichen, selbständigen Gewebe dieser Art, da die Gallertmasse, welche die Hauptmasse des Körpers dieser Thiere ausmacht, gar keine Zellen enthält; sie ist weiter nichts als eine Ausscheidung zwischen den beiden Epithelien, zwischen welche sie eingelagert ist.... In dieser Gallertmasse finden sich als geformte Theile nur Fasern... elastischer Natur... Bei der Gruppe der acraspeden Medusen dagegen, wie bei den Actinien findet sich eine reichliche Anzahl von Zellen in der Füllsubstanz, welche den Raum zwischen den Epithelien ausfüllen, somit ist diese Substanz hier als ein echtes Schleimgewebe oder Bindegewebe aufzufassen“. Въ результатѣ получается чисто искусственное раздѣленіе одного и того-же образованія — эксумбреллярной галлерты медузъ — на два, а именно: у однихъ формъ это будетъ лишь эктодермальный слой, у другихъ особая галлертная соединительная ткань.

Во избѣжаніе такого явно несоотвѣтствующаго дѣйстви-тельности раздѣленія большинство авторовъ вводило въ свои рассужденія по этому поводу коррективы, главнымъ образомъ филогенетическаго характера. Но основныя точки зрѣнія на значеніе клѣточныхъ элементовъ остаются неизмѣнно прежними. Такъ A. Kölliker (1865, стр. 100) видитъ въ несодержащей клѣтокъ галлертъ медузъ „ähnlich der Chitinhaut des Arthropodenpanzers, eine Zellausscheidung.... Soll übrigens eine genauere Vergleichung angestellt werden, so hat man in erster Linie die Zellausscheidungen herbeizuziehen,

die an den angewachsenen Seiten von Epithellagen vorkommen und unter dem Namen von Basement membranes und Membranae propriae bekannt sind“. Однако онъ, называя галлерту (стр. 98) „homogene einfache Bindesubstanz“, видитъ въ ней также „nicht einmal vollkommen differenzirte Gewebe“ потому, что „erstens sind die Ausscheidungen an den angewachsenen Flächen der Epithelien überall nur dünne Lagen, bei den Hydrozoen dagegen handelt es sich um mächtige, ja zum Theil colossale Ablagerungen. Damit steht zweitens in Verbindung, dass diese Abscheidungen physiologisch als ganz selbständige Bildungen auftreten und die Stelle der Bindesubstanz der höheren Thiere vertreten. Drittens endlich führt von diesen eigenthümlichen Epithelialabscheidungen eine allmähliche Stufenreihe zur echten gallertigen Bindesubstanz mit Zellen“. Последняя тканьъ является (стр. 108) „zum ersten Male in der Thierreihe ein vollkommen differenzirtes Gewebe aus dieser Abtheilung“. Относительно содержащей клѣтки галлерты медузъ приведенный взглядъ оказывался уже въ то время общепризнаннымъ—у М. Schultze (1856, стр. 318) мы находимъ, напимѣръ, „dass die Gallertsubstanz der Medusen dem feineren Baue nach zu den Bindegewebegebilden zu rechnen sei, kann kaum einem Zweifel unterliegen, und hat... auch Virchow... sich dahin ausgesprochen“.

Почти одновременно съ А. Кёлликеромъ Е. Наеckel (1866, стр. 303) приходитъ къ подобнымъ-же выводамъ. Мы читаемъ у него: „die eigenthümliche Structur des Gallertmantels... bei... craspedoten Medusen... zwingt mich, von dem üblichen Schema abzuweichen, nach welchem man die Gewebe in die 4 Classen des Epithelial—, Binde—, Muskel—und Nervengewebes eintheilt. Es ist allerdings diese Classification der Gewebe, die sich auf ihre physiologische Function stützt, die einzig durchführbare; indessen ist sie, wie namentlich Leydig wiederholt hervorgehoben hat, immerhin eine künstliche und schliesst verbindende Uebergangsbildungen zwischen jenen 4 Gruppen keineswegs aus. Eine solche evidente Mittelbildung scheint mir das Mantelgewebe der craspedoten Medusen zu sein, welches nach seiner Function mit gleichem Rechte zum Epithelial—wie zum Bindegewebe gestellt werden könnte“. Позже Е. Наеckel (1881, стр. 145) выдвигаетъ на первый планъ нѣсколько иную точку зрѣнія—„Das Binde-

gewebe, dessen verschiedene Modificationen wir sämmtlich unter dem Begriffe des Connectivum zusammenfassen, erscheint unter den Medusen in 2 verschiedenen Hauptformen, als zellenlose Stützplatte und als zellenhaltiges Füllgewebe. Beide Formen entsprechen zwei verschiedenen phylogenetischen Entwicklungsstufen, indem die zellenlose Stützplatte eine einfache Ausscheidung des Epithels darstellt, welche keine selbständige morphologische Geltung als Mesodem besitzt; als solche kann nur das zellenhaltige Füllgewebe... angesehen werden, bei welcher Zellen aus dem Epithel ausgetreten und durch Zwischensubstanz gesondert sind“. (стр. 141) „Als selbständige Mesodermgewebe“ ist „in erster Linie... zu betrachten das Gallert—Gewebe des Schirmes, sobald es selbständige Zellen enthält“. Сходно С. Gegenbaur (1898, стр. 180) указывает относительно Coelenterata, что „die anfängliche homogene Schicht ward durch den Eintritt von Zellen zu einem Gewebe und gelangte dadurch zu einem höheren Zustande“.

Тѣ-же основныя положенія встрѣчаемъ мы и при разсмотрѣніи опорныхъ образований Coelenterata въ связи съ ученіемъ о зародышевыхъ пластахъ. Такъ братья О. и Р. Hertwig (1878, стр. 57) пишутъ по этому поводу: „Wir stimmen Haeckel bei, wenn er es als ein Erforderniss für die Aufstellung eines besonderen Keimblattes betrachtet, dass die Gewebsschicht den übrigen Gewebsschichten gegenüber eine gewisse Selbständigkeit in ihrem Wachsthum behauptet. Hierzu ist zweierlei erforderlich: 1) dass sie ihre eigenen Lebensherde, d. h. ihre eigenen Zellen enthält; 2) dass diese Zellen nicht mehr mit den Zellen von einem der beiden Keimblätter zusammenhängen, sondern ein abgelöstes, in sich wachsendes Ganze darstellen. Wenn wir von diesem Gesichtspunkt ausgehen, so können wir nur folgende drei Gewebe bei den Medusen zum Mesoderm rechnen: 1) die Gallerte in allen den Fällen, wo in ihr Zellen eingeschlossen sind, wie bei *Aurelia*; 2) die Axenzellen der Tentakeln...; 3) die subumbrellare Muskellamelle der *Acquorea* und *Mitrocoma*“. И хотя авторы указываютъ (стр. 57) — „Wie alle Theile der Organismen, so ist auch das Mesoderm nicht plötzlich, sondern allmählich entstanden, und es ist nur Sache der Begriffsbestimmung, wo man die Grenze, die ja stets nur eine künstliche sein kann, ziehen will“, они совсѣмъ противоестественно от-

носятъ одну часть опорныхъ образованій *Coelenterata* къ мезодермѣ, а другую оставляютъ вмѣстѣ съ экто- и энтодермой. Тотъ-же мотивъ слышится, напр., въ предложеніи R. Lendenfeld'a (1883) видѣть въ опорной пластинкѣ особую „*primäres Mesoderm*“ въ противоположность клѣточной вторичной мезодермѣ; или когда мы читаемъ въ учебникѣ эмбриологій Е. Коршеля и К. Гейдера (1890) слѣдующія слова послѣдняго (стр. 48) относительно мезоглеи *Alcyonaria*:..... „gehen aus dem primären Ectoderm 2 differente Schichten hervor: eine oberflächliche, welche von nun an die Bezeichnung Ectoderm beibehält,... und eine untere Schicht, welche immer mehr den Character eines gallertigen Bindegewebes annimmt und welche von nun an als Mesoderm bezeichnet wird“, тогда какъ при указаніи на галлерту гидромедузъ о мезодермѣ не было и рѣчи.

Приведенныхъ примѣровъ вполне достаточно, чтобы показать, что центръ тяжести въ вопросѣ объ опорныхъ образованіяхъ *Coelenterata* полагали въ присутствіи или отсутствіи въ нихъ клѣточныхъ элементовъ, и даже тѣ авторы, которые въ достаточной мѣрѣ смогли оцѣнить единство этихъ образованій, не были въ состояніи отрѣшиться отъ предвзятой мысли о рѣшающемъ значеніи присутствія или отсутствія клѣтокъ. Въ крайней формѣ противорѣчіе этихъ двухъ положеній сказывается въ томъ, что, вполне признавая послѣднее изъ нихъ, В. H a t s c h e k (1888, стр. 146), напр., говоритъ: „Das Gallertgewebe der Cnidarier, welches besonders bei den Medusenformen eine so bedeutende Entwicklung erreicht, dass es den grössten Theil der Körpermasse bildet, nimmt den Raum zwischen den beiden primären Blättern ein. Bei den Hydromedusen ist es meist vollkommen zellenfrei und seine Structur kann nur auf den Einfluss der angrenzenden Blätter zurückgeführt werden. Bei den Scyphomedusen enthält es mesenchymartige Zellen und in der Gallerte selbst finden sich meist viel deutlichere Faserstructuren; in diesem Falle zeigt es daher schon eine gewisse Verwandtschaft mit dem fibrillären Bindegewebe“. Безклѣточная галлертная соединительная ткань, конечно, противорѣчитъ общему опредѣленію ткани, которая, по В. H a t s c h e k'у (стр. 111), представляетъ „in bestimmter Weise verbundene Zellen und deren Umwandlungsprodukte“.

Имѣющійся въ настоящее время въ литературѣ, разобранный мною выше фактический матеріалъ позволяетъ однако безъ всякихъ сомнѣній утверждать, что присутствіе или отсутствіе клѣточныхъ элементовъ въ опорныхъ образованіяхъ *Coelenterata* является лишь несущественнымъ ихъ признакомъ. Подобно волокнистымъ структурамъ появленіе клѣтокъ усложняетъ строеніе опорныхъ образованій, но само по себѣ существенно ихъ не измѣняетъ; я сказалъ-бы даже болѣе — появленіе волоконъ значительнѣе усложняетъ структуру опорныхъ образованій, чѣмъ появленіе клѣточныхъ элементовъ.

Съ этой точки зрѣнія, единственной возможной въ настоящее время, центръ тяжести въ вопросѣ о морфологическомъ значеніи опорныхъ образованій переносится съ клѣтокъ, иногда здѣсь присутствующихъ, на основное галлертное вещество, всегда образующее означенныя образованія, являющееся по своему характеру неклѣточнымъ и представляющее продуктъ прилежащихъ эктодермального и энтодермального эпителиевъ. Такая постановка вопроса подчеркиваетъ общепризнанный и неизбѣжный въ филогенетическомъ отношеніи фактъ единства опорныхъ образованій *Coelenterata*. Въ нихъ мы имѣемъ непрерывный рядъ постепеннаго осложненія и дифференцировки, рядъ, который можно разбить лишь чисто искусственными границами, какъ, напр., появленіе волоконъ, появленіе клѣтокъ, на отдѣльные участки.

Итакъ, слѣдуетъ-ли считать основное галлертное вещество опорныхъ образованій *Coelenterata*, въ очень многихъ случаяхъ содержащее волокнистыя структуры, за особаго рода тканью? — такъ формулируемъ мы вопросъ поставленный нами выше. Если строго проводить тотъ взглядъ, что ткань есть комплексъ клѣтокъ, дифференцированныхъ для выполненія опредѣленной фізіологической функціи, вмѣстѣ съ присутствующимъ во многихъ случаяхъ межклѣточнымъ веществомъ, то, конечно, галлертное основное вещество опорныхъ образованій *Coelenterata* не можетъ считаться тканью, такъ какъ клѣтки въ немъ могутъ совершенно отсутствовать. Однако всмотримся въ дѣло нѣсколько подробнѣе.

Прежде всего мы можемъ отмѣтить, что раньше всѣ авторы единодушно признавали неоспоримымъ присутствіе соединительной ткани у *Anthozoa* и у сцифомедузъ, когда въ ихъ галлертѣ имѣются клѣтки. Слѣдовательно



если рассматривать опорныя образованія названныхъ группъ только съ морфологической точки зрѣнія, то разницы между ними и соединительной тканью нѣтъ. Этотъ фактъ настолько выдается въ глаза, что В. Hantschek (1888) находитъ возможнымъ говорить о галлертной соединительной ткани гидромедузъ, отступая такимъ образомъ отъ самаго существеннаго въ понятіи о ткани, принимаемомъ имъ, т. е. отъ клѣтки. У F. Studnicka (1911) также указывается „zellfreies Gallertgewebe“ гидромедузъ. Далѣе, галлертное основное вещество опорныхъ образованій Coelenterata, хотя и является продуктомъ какъ эктодермальнаго, такъ и энтодермальнаго эпителиевъ, однако представляетъ изъ себя единое цѣлое въ морфологическомъ и еще болѣе, можетъ быть, въ физиологическомъ отношеніи. Въ большинствѣ случаевъ его нельзя разбить на двѣ отдѣльныхъ части, изъ которыхъ одну можно было-бы рассматривать съ эктодермальнымъ эпителиемъ, а другую съ энтодермальнымъ. Такимъ образомъ мы имѣемъ дѣло съ морфологической единицей, дифференцированной для выполненія опредѣленной физиологической функціи, а именно съ опорными образованіями. Последняя сторона дѣла является тѣмъ болѣе важной, что какъ разъ ни тотъ, ни другой изъ эпителиевъ этой функціи не имѣютъ. Слѣдовательно, изъ этого опредѣленія можно заключить, что галлертное основное вещество Coelenterata должно считаться равнозначущимъ ткани. Къ этому-же выводу мы приходимъ, если будемъ рассматривать опорныя образованія Coelenterata, какъ ихъ органъ опоры, противъ чего едва-ли можно возразить. Но всякій органъ мы опредѣляемъ, какъ комплексъ тканей, служащій для выполненія опредѣленной функціи или, въ простѣйшемъ случаѣ, какъ ткань, служащую для той-же цѣли. И съ этой точки зрѣнія мы приходимъ въ выводу, повторяю, что галлертное основное вещество опорныхъ образованій Coelenterata равнозначуще ткани.

Въ концѣ концовъ намъ приходится искать наиболѣе правильнаго выхода изъ получающагося противорѣчія, что галлертное основное вещество съ одной стороны имѣетъ всѣ существенныя черты ткани, съ другой-же не можетъ считаться тканью, разъ оно не содержитъ клѣтокъ. Такой выходъ я вижу единственно въ расширеніи понятія о ткани, въ допущеніи, что ткани могутъ быть двухъ родовъ—клѣточные и



неклѣточные. Последнее понятіе—ткань неклѣточная—слѣдуетъ однако формулировать болѣе точно, чтобы не дать возможности къ возникновенію какихъ-либо недоразумѣній.

Клѣтка является первичной единицей въ животномъ царствѣ, и всякій многоклѣточный организмъ строится только изъ клѣтокъ или ихъ производныхъ. Но, являясь продуктомъ клѣтокъ, исходя отъ клѣтокъ, та ткань, которую я называю неклѣточной, сама по себѣ уже совершенно не имѣетъ клѣточного характера. Недостаточное разграниченіе и формулировка всѣхъ этихъ представленій были, мнѣ кажется, непоследнею причиною неясностей, съ которыми намъ пришлось столкнуться при разсмотрѣніи опорныхъ образований *Coelenterata*. Такимъ образомъ опредѣленіе ткани можетъ быть сдѣлано слѣдующимъ образомъ: ткань есть дифференцированный для выполненія опредѣленной фізіологической функціи комплексъ клѣтокъ или ихъ обособленныхъ, организованныхъ продуктовъ.

Галлертное основное вещество опорныхъ образований *Coelenterata* представляетъ, слѣдовательно, неклѣточную ткань, и этотъ ея характеръ не нарушается присутствіемъ, проникновеніемъ въ неё клѣточныхъ элементовъ амебоиднаго типа, представляющихся несущественными въ жизни этой ткани. Я буду называть её общимъ терминомъ—ткань основного вещества („Grundsubstanzgewebe“ W. Waldeyer'a, 1901), являющимся, мнѣ кажется, какъ нельзя болѣе подходящимъ для тканей подобнаго рода.

---

Выяснивши характеръ „соединительно-тканыхъ“ образований *Coelenterata* и показавши, что они образованы единою неклѣочною тканью основного вещества, часто содержащею волокнистыя структуры—продуктъ дифференцировки этого вещества, вернемся къ уже разсмотрѣннымъ нами соединительно-тканымъ образованіямъ турбеллярій, чтобы освѣтить ихъ съ тѣхъ точекъ зрѣнія, которыя мы должны были выработать при ознакомленіи съ *Coelenterata*.

У турбеллярій означенныя образованія представляютъ единую систему перепонокъ, располагающихся подъ покров-

нымъ и кишечнымъ эпителиями, вокругъ мышечныхъ волоконъ и всѣхъ органовъ, заложенныхъ между названными эпителиями; кромѣ перепонокъ имѣются пластинки и тяжи, соединяющіеся съ ними и проходящіе между клѣтокъ мезенхимы. Подобныя отношенія кажутся на первый взглядъ сильно отличающимися отъ описанныхъ у *Coelenterata*, однако при ближайшемъ разсмотрѣніи ясно, что основной разницы здѣсь нѣтъ, а имѣется лишь дальнѣйшій шагъ въ развитіи отношеній, присущихъ *Coelenterata*. Онъ обусловленъ тѣмъ фактомъ, что, начиная съ турбеллярій, у всѣхъ *Metazoa* располагаются въ пространствѣ между эктодермой и энтодермой различные органы, чего у *Coelenterata* еще не бываетъ, хотя иногда, напр. у актиній, уже наблюдается ухожденіе мышечныхъ пучковъ въ слой мезоглеи. Можно сказать, что это лишь логическое развитіе системы пограничныхъ образований *Coelenterata*, такъ какъ дифференцировка новыхъ органовъ турбеллярій идетъ на счетъ тѣхъ-же эктодермы и энтодермы, которыя всегда подостланы слоемъ ткани основного вещества.

Что касается строенія рассматриваемыхъ образований турбеллярій, то какъ перепонки, такъ и тяжи образованы основнымъ веществомъ, которое иногда содержитъ волокна—продуктъ дифференцировки этого послѣдняго. Клѣтки въ пограничныхъ перепонкахъ описаны лишь у нѣкоторыхъ *Polycladida* A. Lang'омъ (1884), у другихъ формъ изъ этой-же группы ихъ не имѣется. Но если, какъ общее правило, можно признать отсутствіе клѣтокъ въ пограничныхъ перепонкахъ турбеллярій, т. е. признать ихъ неклѣточный характеръ, то съ другой стороны чрезвычайно-характерно для этой группы червей присутствіе массы клѣтокъ въ промежуткахъ между внутренними органами. На эту отличительную черту турбеллярій невольпо обращалось вниманіе изслѣдователей, и она давала тонъ при сужденіи о ихъ соединительной ткани. Получающаяся клѣточная ткань—мезенхима турбеллярій считалась производящей всѣ пограничныя образования тѣла. Однако конкретныхъ данныхъ для такого взгляда имѣется немного, а именно лишь тотъ фактъ, что пограничныя пластинки и тяжи, находящіеся между клѣтокъ мезенхимы, непосредственно соединяются съ пограничными перепонками эпителиевъ. Считавшееся многими изслѣдователями рѣшающимъ фактомъ окрашиваніе пограничныхъ образований турбеллярій типичнымъ для

соединительной ткани образомъ, какъ я уже раньше отмѣтилъ (стр. 149), вовсе не даетъ указаній на происхожденіе ихъ отъ клѣтокъ мезенхимы, особенно если принять во вниманіе, что у *Coelenterata* опорная пластинка получаетъ точно такую-же окраску, но безусловно происходитъ на счетъ эктодермального и энтодермального эпителиевъ.

Въ дѣйствительности нѣкоторая независимость пограничныхъ образованій и клѣточной мезенхимы безусловно существуетъ, что, мнѣ кажется, видно даже изъ того, что большинство авторовъ описываетъ отдѣльно оба рода образованій. Подъ покровнымъ и кишечнымъ эпителиями и вокругъ всѣхъ внутреннихъ органовъ существуютъ болѣе или менѣе хорошо развитыя пограничныя перепонки, тогда какъ между клѣтокъ мезенхимы пограничныя образованія отходятъ на второй планъ или даже почти отсутствуютъ, какъ это отмѣчаетъ К. Schneider (1902), И. Забусовъ (1911) и нѣкоторые другіе авторы. Правда R. Jander (1897), L. Böhmig (1906) и пр. указываютъ на значительное развитіе пограничныхъ тяжей и пластинокъ въ клѣточной мезенхимѣ, но для насъ важны факты констатированные первыми авторами и несомнѣнно существующіе. Въ такомъ случаѣ нѣтъ основаній приписывать продукцію пограничныхъ перепонокъ исключительно клѣткамъ мезенхимы. Дѣйствительно, между клѣтокъ внутри мезенхимы такой продукціи или сравнительно мало, или почти совсѣмъ нѣтъ, какія-же основанія мы имѣемъ предполагать, что обильное образованіе основного вещества пограничныхъ перепонокъ должно происходить только на ихъ счетъ? Скорѣе какъ у *Coelenterata*—и на это съ филогенетической точки зрѣнія мы не только имѣемъ право, но обязаны такъ сдѣлать—нужно допустить, что всѣ производныя эктодермы и энтодермы имѣютъ способность продуцировать основное вещество, образующее ихъ пограничныя перепонки. Фактомъ, говорящимъ въ извѣстной степени за такое допущеніе, является то, что мезенхима турбеллярій несетъ главнымъ образомъ функцію опоры въ червеобразномъ тѣлѣ. Какъ аналогичный случай я отмѣчу осевой тяжъ энтодермальныхъ элементовъ въ щупальцахъ гидрополиповъ. Въ цѣляхъ выполненія этой функціи происходитъ своеобразное измѣненіе строенія клѣтокъ мезенхимы, принимающихъ на себя ту функцію, которую у *Coelenterata* несетъ главнымъ образомъ ткань основ-

ного вещества, и подобная спеціализація клѣтокъ мезенхимы едва-ли вяжется съ представленіемъ о нихъ, какъ исключительныхъ производителей пограничныхъ образованій.

Такимъ образомъ мы имѣемъ основаніе видѣть въ пограничныхъ образованіяхъ турбеллярій продуктъ эктодермального и энтодермального эпителиевъ и ихъ производныхъ, а также, по всей вѣроятности, и клѣтокъ мезенхимы, такъ какъ совершенно отрицать эту способность у послѣднихъ мы не имѣемъ достаточныхъ данныхъ. Слѣдовательно у турбеллярій, какъ и у *Coelenterata* существуетъ единая неклѣточная ткань основного вещества, производящая ихъ пограничныя образованія. Какъ особаго рода органъ опоры у турбеллярій является клѣточная мезенхима. Вслѣдствіе экстензивности этого органа онъ принимался и принимается просто за соединительную ткань турбеллярій, хотя едва-ли заслуживаетъ этого.

Въ заключеніе остается еще отмѣтить, что неклѣточная ткань основного вещества турбеллярій генетически, конечно, нераздѣльно связана съ этой тканью *Coelenterata*, равно какъ и образуемая ею система пограничныхъ образованій съ опорными образованіями послѣднихъ.

У немертинъ нѣтъ ткани, соотвѣтствующей клѣточной мезенхимѣ турбеллярій, и вслѣдствіе этого соединительно-тканныя образованія ихъ нѣсколько отличаются отъ соотвѣстныхъ образованій турбеллярій. Типъ расположенія ихъ въ обѣихъ группахъ безусловно одинъ и тотъ-же, а именно: это единая система образованій, подстилающихъ покровный и кишечный эпителии и окружающихъ мышечные пучки и всѣ органы, которые заложены между названными эпителиями. Но ввиду того, что опорная функція у немертинъ сохраняется за этими образованіями, не переходя почти полностью на другіе органы, какъ мы видѣли въ мезенхимѣ турбеллярій, они оказываются развитыми очень мощно—значительный слой подъ покровнымъ эпителиемъ, пластинчатая прослойка между мышечными пучками стѣнки тѣла и бóльшая или меньшая масса подъ кишечнымъ эпителиемъ. Какъ результатъ сильнаго развитія является дальнѣйшая дифференцировка на границахъ описываемыхъ образованій пограничныхъ перепонъ или пластинокъ, что мы выше констатировали во многихъ случаяхъ и у *Coelenterata*. Въ общемъ я сказалъ-бы, что описы-

ваемые образованія немертинъ въ этомъ отношеніи ближе напоминаютъ галлерту или мезоглею *Coelenterata*, чѣмъ это имѣло мѣсто у турбеллярій съ ихъ мощной мезенхимой.

Относительно строенія соединительной ткани немертинъ нами уже были сдѣланы выводы (стр. 146) — это единая ткань, образованная основнымъ безструктурнымъ веществомъ, содержащая во многихъ мѣстахъ волокнистыя структуры, которыя являются на ряду съ пограничными перепонками продуктомъ дифференцировки основного вещества, и снабженная вѣточными элементами. Остается выяснить происхожденіе основного вещества и значеніе вѣтокъ, находящихся въ немъ. Прежде всего можно указать на полное морфологическое сходство рассматриваемыхъ образованій въ нѣкоторыхъ мѣстахъ съ галлертой медузъ, какъ это было отмѣчено разными авторами. Гораздо важнѣе другой фактъ, а именно полное отсутствіе вѣточныхъ элементовъ въ нѣкоторыхъ участкахъ, какъ напр. у иныхъ видовъ въ слое, подстилающемъ покровный эпителий. Для объясненія этого факта наряду съ присутствіемъ здѣсь вѣтокъ у другихъ видовъ Th. Montgomery (1897) и L. Böhmig (1898) допускаютъ дегенерацію первоначально имѣвшихся вѣточныхъ элементовъ, однако существованіе подобнаго процесса очень сомнительно. Мнѣ кажется, здѣсь, какъ въ подобныхъ случаяхъ у *Coelenterata*, слѣдуетъ признать, что вѣтки не играютъ той роли, которую имъ стараются приписать, и совершенно отсутствуютъ съ самаго начала. Въ такомъ случаѣ становится вполне возможнымъ предположеніе, что основное вещество является продуктомъ эктодермального или энтодермального эпителия, а также происходящихъ отъ нихъ органовъ. Вѣточные элементы, находящіеся въ основномъ веществѣ, безусловно могутъ продуцировать его, но признаніе за ними исключительно этой функціи теряетъ подъ собою почву. Какъ у турбеллярій мы пришли къ подобному выводу относительно вѣтокъ мезенхимы, такъ здѣсь онъ напрашивается по отношенію, быть можетъ, гомологичныхъ имъ элементовъ, но неимѣющихъ присущей мезенхимѣ турбеллярій функціи органа опоры. Всего ближе было-бы провести сравненіе съ вѣтками, находящимися въ галлертѣ медузъ и представляющими морфологически полное сходство съ рассматриваемыми вѣточными элементами

— рiологія немертинъ даетъ очень мало указаній относительно происхожденія основного вещества и относительно значенія влѣтокъ, находящихся въ немъ. Такъ, извѣстно существованіе галлертнаго, безструктурнаго вещества въ пиллiумѣ между эктодермальнымъ эпителиемъ и энтодермальной кишкой. Но образуется-ли галлерта на счетъ этихъ двухъ влѣточныхъ слоевъ или на счетъ присутствующихъ уже элементовъ мезенхиматознаго характера—вопросъ совершенно невыясненный, хотя традиціонно эта роль приписывается послѣднимъ. Существенное указаніе даетъ намъ другой фактъ, а именно: *cutis Heteronemertini*, являющійся вначалѣ лишь составною частью эктодермальнаго эпителія, принимаетъ постепенно „ein bindegewebartiges Aussehen“. Продолжаю далѣе словами В. Заленскаго (1912, стр. 48)—„Es bildet sich zwischen ihren Zellen eine Zwischensubstanz, welche die cylindrischen Zellen der Cutisschicht von einander abtrennte Als Folge des Ausscheidens der Zwischensubstanz tritt eine Aenderung der Form der Zellen auf. Die Zellen verlieren ihrn cylindrische Gestalt, werden teils abgerundet oder oval, in der Zwischensubstanz kommen stellenweise kleine ovale, mit einer homogenen durchsichtigen Substanz gefüllte Lücken vor. Am Schluss der Entwicklung der Nemertine kann man... die ersten Muskelfasern erkennen... Es ist schon aus den Untersuchungen von Bürger zur Genüge bekannt, dass diese in der Cutisschicht auftretende Muskeln die äussere Längsmuskelschicht bilden“. Такимъ образомъ, наружный слой продольныхъ мышцъ и соединительнотканная его образованія представляютъ (стр. 47) „eine echte ectodermale Bildung dar, welche nur im Laufe der Entwicklung mit den Derivaten des Mesoderms am innigsten sich verbindet und anatomisch einen Teil des Mesoderms bei der ausgebildeten Nemertine darstellt“. Этотъ фактъ эктодермальнаго происхожденія подстилающаго покровный эпителий слоя *Heteronemertini* вполне подтверждаетъ сдѣланное мною выше предположеніе о такомъ же происхожденіи указаннаго слоя у другихъ немертинъ, который уже совершенно не содержитъ въ себѣ мышечныхъ волоконъ.

Относительно влѣточныхъ элементовъ въ основномъ веществѣ немертинъ данныя большинства авторовъ сходны—это влѣтки мезодермальнаго происхожденія. Однако есть ука-

завія и на эктодермальное, и на энтодермальное ихъ происхожденіе. Способность этихъ элементовъ производить основное вещество признается всѣми изслѣдователями. Намъ остается допустить за ними такую способность, но неисключительно они производятъ основное вещество—эктодермальный эпителий также участвуетъ въ его продукціи; нѣтъ основаній отрицать это для энтодермального эпителия и другихъ органовъ, происходящихъ отъ обоихъ эпителиевъ. Слѣдовательно, у немертинъ можно принять существованіе единой неклѣточной ткани основного вещества или ткани, представляющей переходъ къ настоящей клѣточной соединительной ткани типа *Vertebrata*.

Въ отличіе отъ немертинъ *Annelides* могутъ быть характеризованы какъ формы съ минимальнымъ развитіемъ „соединительнотканыхъ“ образованій, на что отчасти указываетъ уже само названіе, подъ которымъ мы ихъ выше описывали— „пограничныя перепонки, пластинки, тяжи, волокна“. Однако у *Hirudinea* они вторично превращаются въ значительныя скопленія мезенхимы.

Слабое развитіе описываемыхъ образованій у *Polychaeta* и *Oligochaeta* слѣдуетъ поставить въ связь съ появленіемъ объемистаго целома. Этотъ органъ принимаетъ на себя функціи мезенхимы немертинъ, между ними отчасти и функцію опоры, которая съ другой стороны въ извѣстной мѣрѣ выполняется также кутікулярнымъ слоемъ покрова. Чѣмъ объяснить вторичное развитіе мощной мезенхимы *Hirudinea*, для меня неясно; лишь въ видѣ слабой попытки я могу высказать предположеніе, что сильное развитіе периферическаго целома, принимающаго на себя функцію кровеносной системы, лишило его возможности нести опорную функцію, и эта послѣдняя снова переходитъ на пограничныя образованія, вызывая ихъ мощное развитіе въ видѣ мезенхимы.

Относительно строенія разбираемыхъ образованій наши данныя у *Annelides* вполне достаточны и, надѣюсь, точны. Образованія эти состоятъ изъ основного безструктурнаго вещества, которое большею частью содержитъ волокна, являющіяся продуктомъ дифференцировки самого основного вещества. Неклѣточный характеръ описываемыхъ образованій совершенно ясенъ, и тамъ, гдѣ въ нихъ, какъ напр. у *Hirudinea*, имѣются клѣтки, приписать этимъ послѣднимъ роль



исключительныхъ образователей основного вещества нѣтъ никакихъ основаній. Слѣдовательно у *Annelides* пограничныя образованія, какъ у разсмотрѣнныхъ ранѣе группъ, представлены неклѣточной тканью основного вещества.

Далеко не такъ ясны факты распредѣленія названныхъ образованій. Типъ расположенія ихъ однако несомнѣнно тотъ же самый, что и у описанныхъ выше группъ немертинъ и турбеллярій—это единая система образованій, подстилающихъ покровный и кишечный эпителии и окружающихъ органы, происходящіе на счетъ этихъ эпителиевъ. По-видимому, и мезодермальныя мышцы и целотеліальныя эпителии также бываютъ подостланы или окружены этой тканью, какъ можно заключить по фактамъ, наблюдаемымъ у *Nirudinea*, гдѣ развитіе ея особенно сильно; но съ другой стороны у *Polychaeta* и *Oligochaeta* имѣетъ, очевидно, мѣсто процессъ редукціи пограничныхъ образованій—они постепенно, у разныхъ формъ въ различной степени исчезаютъ подъ целотеліемъ, покрывающимъ продольную мускулатуру проксимально, вокругъ мышечныхъ пучковъ этой послѣдней и вокругъ пучковъ, проходящихъ въ целомѣ; подъ целотеліемъ, покрывающимъ мышечный слой кишечника, описываемая ткань не наблюдается, но съ другой стороны она всегда имѣется въ диссепиментахъ. Охватить однимъ общимъ опредѣленіемъ всю сумму этихъ измѣнчивыхъ отношеній въ целомической мезодермѣ аannelидъ пока мнѣ представляется невозможнымъ, особенно имѣя ввиду полную неизвѣстность эмбриологическаго развитія пограничныхъ образованій. Какъ присущее всѣмъ аannelидамъ можно считать нахожденіе ихъ—что уже отмѣчено выше—подъ эктодермальнымъ и энтодермальнымъ эпителиями и вокругъ ихъ производныхъ, а также въ стѣнкахъ кровеносныхъ сосудовъ, которые типично развиты мы встрѣчаемъ лишь начиная съ этой группы животныхъ. Такое постоянное нахожденіе я думаю всего легче было бы поставить въ непосредственную связь съ ихъ происхожденіемъ отъ означенныхъ эктодермальныхъ и энтодермальныхъ производныхъ. Что касается до производныхъ целомической мезодермы, то, конечно, возможна и редукція ихъ способности продуцировать описываемую ткань, но возможно и другое предположеніе, а именно, что означенныя мезодермальныя образованія сами не даютъ ей начало, а лишь прилегаютъ или проникаютъ въ

твань, являющуюся продуктомъ эктодермы и энтодермы. Вопросъ приходится оставить открытымъ.

Вдаваться въ подробности строенія соединительной ткани Arthropoda я не буду, но необходимо указать на результаты изслѣдованій К. Grobben'a (1911) относительно Argulus, такъ какъ результаты эти стоятъ чрезвычайно близко къ полученнымъ мною, тѣмъ болѣе что Arthropoda по ихъ организаціи безусловно представляютъ лишь дальнѣйшее повышение и дифференцировку типа организаціи аннелидъ. Этотъ авторъ слѣдующимъ образомъ формулируетъ свои выводы (стр. 93): „erstes Resultat, daß alle Zellen des Körpers die Fähigkeit besitzen Binde—(Stütz —) substanz zu bilden,.... das zweite Ergebnis, daß die Bindesubstanz im Körper ein Kontinuum bildet, indem vom Hautepithel gebildete Fasern kontinuierlich in von Bindegewebszellen stammende Stützsubstanzen, diese weiter in die Basalmembran der Eingeweide sich fortsetzen, ebenso Muskel—und Nervenscheiden mit der Basalmembran der Haut oder inneren Bindesubstanzbildungen in Zusammenhang stehen“. Къ этимъ словамъ К. Grobben'a я могу прибавить лишь, что то же самое существуетъ у прочихъ разсмотрѣнныхъ мною группъ животныхъ, и описанія этого автора являются драгоцѣннымъ подтвержденіемъ моихъ выводовъ. Но едва-ли можно считать теперь правильными объясненія, которыя даются К. Grobben'омъ описаннымъ имъ фактамъ. Такъ онъ говоритъ (l. cit.): „In diesen eigenartigen Verhältnissen, die nach den bestehenden Untersuchungen für alle Arthropoden gelten, ist der Grund dafür zu suchen, das das mesodermale Bindegewebe bei Arthropoden im allgemeinen nicht jene reichliche Entwicklung wie in anderen Tiergruppen erfährt, da es durch Stützbildungen anderer Herkunft substituiert werden kann“. Если оглаждаютъ эти соображенія, разъ подобныя отношенія присущи всѣмъ группамъ, стоящимъ по организаціи ниже Arthropoda, то уже совершенно теряетъ свое значеніе заключеніе К. Grobben'a — „Die Endursache liegt in der bei den Arthropoden wie sonst in keiner Tiergruppe hochentwickelten eigentümlichen Fähigkeit der Chitinbildung, welche auf die spezifische chemische Konstitution des Arthropodenplasmas zurückzuführen ist“. Имѣющіеся теперь факты даютъ филогенетическое

объясненіе описанному К. G r o b b e n'омъ, и его конечный выводъ становится несоотвѣтствующимъ фактамъ.

Хорошо изучены интересующія насъ образованія въ группѣ Enteropneusta, и изслѣдованія I. S p e n g e l'я (1893) въ этомъ отношеніи можно считать исчерпывающими. Выше (стр. 117) мною подробно были приведены его выводы, но здѣсь придется остановиться на нихъ съ нѣскольکو иной точки зрѣнія.

I. S p e n g e l констатировалъ у Enteropneusta существованіе системы пограничныхъ образованій, располагающихся повсюду, гдѣ два органа или двѣ части одного и того-же органа соприкасаются другъ съ другомъ—подъ покровнымъ и кишечнымъ эпителиями, между слоями кольцевыхъ и продольныхъ мышцъ стѣнки тѣла, подъ целотеліемъ и т. д.. Слѣдовательно, имѣется распространеніе, которое можно считать типичнымъ для формъ разсмотрѣнныхъ нами, начиная съ высшихъ червей. Далѣе (стр. 452)—„Die structurlosen Membranen sind.... gemeinschaftliche Abscheidungen der beiden an sie angrenzenden Gewebsschichten, mag... der histologische Charakter der letzteren sein, welcher es wolle, Epithel, Muskulatur oder was es sei“, и пограничныя образованія (стр. 451) „außerhalb der Gewebe, zwischen denselben liegen“. Такимъ образомъ несомнѣнно, что мы имѣемъ у Enteropneusta дѣло съ системой, образованной неклѣточной тканью основного вещества, хотя самъ I. S p e n g e l обращаетъ вниманіе на совершенно иную, до сихъ поръ нами незатрагивавшуюся сторону вопроса и видитъ въ пограничныхъ образованіяхъ „Cuticularsubstanz im weiteren Sinne“. Къ этому мы еще вернемся впоследствии, теперь-же для насъ важна другая точка зрѣнія, которая во время появленія монографіи Enteropneusta I. S p e n g e l'я почти не существовала.

Такимъ образомъ у Coelenterata, турбеллярій, немуртинъ, Annelides, Arthropoda и Enteropneusta мы могли констатировать единую систему особаго рода образованій, которая обыкновенно называется „соединительно-тканными“, но которая слѣдуетъ отнести къ неклѣточной ткани основного вещества. У позвоночныхъ животныхъ уже не встрѣчается этой послѣдней, насколько можно судить по имѣющимся даннымъ, однако,

конечно, не исключена возможность, что она будет найдена и у этихъ формъ. По крайней мѣрѣ, относительно нѣкоторыхъ *tunicae propriae* и подобныхъ имъ образований, насколько мнѣ извѣстно, высказывалось подобное мнѣніе. Здѣсь господствуютъ клѣточные ткани — соединительная, хрящевая, костная. Исходнымъ состояніемъ въ развитіи этихъ тканей является эмбриональная соединительная ткань. Изслѣдованіемъ ея былъ точно установленъ тотъ фактъ, что только эмбриональныя мезенхиматозныя клѣтки продуцируютъ основное галлертное вещество, въ которомъ онѣ сами затѣмъ остаются, и въ которомъ далѣе располагаются различнаго рода волокна. Однако противопоставлять неклѣточную ткань основного вещества клѣточной соединительной ткани нѣтъ никакихъ основаній, напротивъ съ филогенетической точки зрѣнія мы должны видѣть въ нихъ лишь двѣ послѣдовательныя стадіи дифференцировки — а именно: у позвоночныхъ животныхъ функція образованія основного вещества сохраняется и специализируется за одними только элементами мезенхимы, тогда какъ элементы другихъ тканей ее утрачиваютъ. Слѣдовательно передъ нами лишь дальнѣйшій шагъ въ раздѣленіи функций, чѣмъ вообще бываетъ обусловлено повышеніе организаціи въ животномъ царствѣ, но и среди разсмотрѣнныхъ нами группъ животныхъ мы имѣли формы, какъ напр. немуртины, у которыхъ ткань основного вещества содержала клѣтки мезенхимы. Мы не находили возможнымъ отнести эту ткань въ группу соединительной ткани на томъ основаніи, что продукція основного вещества здѣсь не происходитъ исключительно на счетъ указанныхъ клѣтокъ, однако передъ нами безусловно переходная стадія отъ совершенно лишенныхъ клѣтокъ образований къ соединительной ткани, какъ мы ее видимъ у позвоночныхъ животныхъ.

---

И не вижу надобности вдаваться въ болѣе подробный разборъ соединительной ткани *Vertebrata*, такъ какъ сказаннаго выше вполне достаточно для нашего заключительнаго вывода — у всѣхъ *Metazoa* несомнѣнно единство разсматриваемыхъ нами образований. Они начинаются неклѣточной опорной пластинкой гидроиднаго полипа, выдѣляемой эктодермальнымъ и энтодермальнымъ эпителиями, далѣе пред-

ставлены разными видами неклѣточной ткани основного вещества у многочисленныхъ группъ беспозвоночныхъ животныхъ, причемъ являются продуктомъ какъ указанныхъ эпителиевъ, такъ и происходящихъ отъ нихъ органовъ и, наконецъ, производныхъ целомической мезодермы—это галлертовая ткань медузъ, мезоглея Anthozoa, мезенхима немертинъ и пограничныя образования турбеллярій, аннелидъ или Entero-neusta („пластинчатая ткань“—„Lamellengewebe“ по F. Studnicka, 1911, стр. 511); наконецъ высшею степенью дифференцировки является соединительная ткань позвоночныхъ и связанная съ ней ткани—хрящевая, костная, которыя продуцируются лишь клѣтками мезенхимы.

Этимъ я заканчиваю сравненія и выводы, въ которыхъ привели насъ факты, касавшіеся пограничныхъ образований Annelides. Цѣль ихъ дать толчекъ въ дальнѣйшимъ изслѣдованіямъ въ этомъ направленіи, чтобы могла создаться полная картина на основаніи точныхъ данныхъ, которыя мнѣ волею-неволею приходилось дополнять нѣкоторыми вѣроятными допущеніями и предположеніями.

---

## Теоретическія соображенія.

До сихъ поръ мы имѣли дѣло съ чисто фактическимъ матеріаломъ и ограничивались лишь сопоставленіемъ и обобщеніемъ фактовъ, а также непосредственными выводами изъ нихъ. Теперь намъ предстоитъ перейти къ чисто теоретическимъ вопросамъ, связаннымъ съ сдѣланными нами выводами.

Послѣ того какъ оказалось возможнымъ установить единство ткани основного вещества у всѣхъ разсмотрѣнныхъ группъ Metazoa, естественно поставить вопросъ о возникновеніи этой ткани. Въ частности мы имѣемъ полное основаніе поставить его въ болѣе узкія и опредѣленныя границы, а именно: поставить вопросъ о происхожденіи неклѣточной, галлертной ткани основного вещества, такъ какъ въ этой формѣ она встрѣчается у наиболѣе низко организованныхъ представителей Coelenterata.

Прежде всего основываясь на фактѣ нахожденія ткани основного вещества, какъ единой ткани у всѣхъ Metazoa, слѣдуетъ допустить, что она была присуща и той родоначальной формѣ, которая дала начало всѣмъ Metazoa <sup>1)</sup>. Но не останавливаясь на этомъ, мы должны пойти дальше и считать, что здѣсь она являлась ввидѣ неклѣточной галлертной ткани основного вещества. Такимъ образомъ передъ нами вполнѣ опредѣленная задача: каковъ былъ примитивный Metazoон, какіе органы, или какъ ихъ обыкновенно называютъ,

---

<sup>1)</sup> Относительно губокъ, какъ Radiozoa, я здѣсь не говорю, хотя сказанное вполнѣ приложимо и къ нимъ.

первоорганы онъ имѣлъ, и въ какомъ отношеніи къ нимъ стояла неклеточная галлерта?

Мысль зоолога при обсужденіи этихъ вопросовъ естественно обращается къ Геккелевской гастреѣ, пользующейся въ послѣднее время почти общимъ признаніемъ. Но мы возьмемъ для нашего разсмотрѣнія не ту отвлеченную схему животнаго, которая дана была собственно Е. Н а е с к е л е мъ (1874) и подверглась жестокимъ нападкамъ, а облеченную въ плоть и кровь гастрею, даваемую, напримѣръ, А. Л а н гъ омъ (1912). Приложение принципіальнаго положенія N. К л е и н е н б е р г'а (1886, стр. 224) „die Keimblätter bekommen nur dann tiefere Bedeutung, wenn man sie als funktionirende Organe der ersten Metazoen auffasst“ превратило „тощій призракъ животнаго лаврентійскихъ ночей“, быть можетъ, даже въ слишкомъ богато одаренное существо.

А. Л а н гъ (ор. cit, стр. 141) представляетъ себѣ гастрею ввидѣ свободноплавающего гидроднаго полипа эллипсоидной формы, безъ щупалецъ. На оральномъ полюсѣ находится круглое ротовое отверстіе, ведущее въ объемистую, слѣпо заканчивающуюся, кишечную полость. Эта послѣдняя выстлана энтодермальнымъ эпителиемъ и не представляетъ дальнѣйшей дифференцировки. Въ энтодермальномъ эпителии преобладаютъ клетки эпителиальномышечнаго типа, являющіяся или ввидѣ собственно усваивающихъ пищу элементовъ, или ввидѣ железистыхъ или, наконецъ, ввидѣ содержащихъ резервные вещества клетокъ. Базально среди означенныхъ 3 родовъ клетокъ находятся ганглиозные и интерстиціальные, служащіе для регенераціи кишечника, элементы. Такого строеніе одного первооргана гастреи—первичнаго кишечника, соотвѣтствующаго архенгеропу гастрели. Другой первоорганъ образованъ покрывающимъ наружную поверхность гастреи эктодермальнымъ эпителиемъ и служитъ въ качествѣ органа покрова и защиты движенія, воспріятія и передачи раздраженій и, быть можетъ, экскреціи. Соотвѣтственно съ такимъ разнообразіемъ функцій эктодермальный эпителий дифференцированъ на элементы разнаго рода. Здѣсь преобладаютъ мерцательныя эпителиальномышечныя клетки, но кромѣ того имѣются чувствительныя, железистыя (А. Л а н гъ, стр. 143, указываетъ только ядовитыя железы) и мерцательныя экскреторныя элементы, а также базально распо-



женныя гангліозныя и интерстиціальныя клітки. Послѣднія служатъ для регенераціи покровнаго эпителія.

Е. Н а е с к е I представляетъ себѣ гастрю состоящую только изъ указанныхъ двухъ слоевъ—эктодермального и энтодермального эпителіевъ. А. Л а п г идетъ дальше: онъ полагаетъ, что половые продукты были у гастреи обособлены отъ разсмотрѣнныхъ первооргановъ и дифференцированы въ видѣ третьяго первооргана—гонады. Этотъ послѣдній располагался между эктодермальнымъ и энтодермальнымъ эпителіями и былъ образованъ половыми клітками эволютивнаго и абортивнаго характера. Такимъ образомъ въ гастрѣ имѣлась „средняя или мезодермальная масса половыхъ клітокъ“ и, слѣдовательно, гастрея являлась трехслойнымъ организмомъ. Я не буду вдаваться въ вопросъ, правильно или неправильно допущеніе А. Л а п г'омъ гонады какъ особаго первооргана, какъ особаго слоя тѣла гастреи—и за и противъ можно привести существенные доводы—но во всякомъ случаѣ многочисленные факты говорятъ за внѣпластовое происхожденіе половыхъ элементовъ, и въ этомъ отношеніи гонады должны быть разсматриваемы какъ первоорганъ или экстенсивный, какъ предполагаетъ Е. Н а е с к е I, или рѣзко дифференцированный, какъ допускаетъ А. Л а п г, но во всякомъ случаѣ стоящій на ряду съ двумя прочими первоорганами—эктодермальнымъ и энтодермальнымъ эпителіями.

Какъ выше было указано, родоначальная форма Metazoa должна была имѣть неклѣточную галлертную ткань основнаго вещества. А. Л а п г въ соотвѣстствіи съ этимъ приписываетъ гастрѣ „галлертную пограничную перепонку“. (стр. 149) „Sie bildet die Grund-und Unterlage, in welcher das Gonadengewebe enthalten ist und auf welcher die Epithelien ruhen. Die gallertige Grundmembran hat einen genügenden Grad von Konsistenz, um dem Gesamtkörper die bestimmte Form zu geben. Zweitens hat sie einen genügenden Grad von Elastizität, um dem Körper nach erfolgter Deformation infolge von Druck (z. B. Muskeldruck) oder Zug wieder die normale Gestalt zurückzugeben, wenn die komprimierende oder ausdehnende Ursache aufhört“. Кромѣ этихъ краткихъ словъ А. Л а п г не удѣляетъ галлертѣ гастреи особаго вниманія, и въ этомъ отношеніи, мнѣ кажется, его выводы страдаютъ нѣкоторою односторонностью. Разъ у большинства ниже организованныхъ

Coelenterata, такъ же какъ у многихъ другихъ беспозвоночныхъ неклѣточные галлертные образованія играютъ существенную роль въ качествѣ органовъ опоры, нѣтъ достаточныхъ основаній въ гастрѣ умалять ихъ значеніе по сравненію съ образованіями клѣточными. И дѣйствительно слой галлерты, располагающійся между эктодермальнымъ и энтодермальнымъ эпителиями, долженъ былъ являться въ гастрѣ, какъ это отмѣчаетъ А. Lang, единственнымъ образованіемъ опорнаго характера—это былъ первоорганъ опоры.

Такимъ образомъ въ гастрѣ слѣдуетъ различать четыре первооргана—три клѣточныхъ и одинъ, въ противоположность имъ, неклѣточного характера, но, конечно, клѣточного происхожденія. Ввиду того что у Metazoa неклѣточная ткань основного вещества является продуктомъ какъ эктодермы, такъ и энтодермы, для гастреи мы должны допустить сходное происхожденіе галлерты отъ обоихъ эпителиальныхъ слоевъ.

J. Sprengelъ (1893, стр. 559) уже было отмѣчено для пограничныхъ образованій Enteropneusta то обстоятельство, что „für... das gesammte System der Grenzmembranen charakteristisch ist, daß es ausserhalb der Keimblätter und ihrer Abkömmlinge... gelegen ist“. Такой выводъ о внѣпластовости галлерты становится неизбежнымъ съ филогенетической точки зрѣнія, если мы попробуемъ въ животномъ царствѣ спуститься ниже гастреи.

Тотъ фактъ, что гастрея по своей организаціи является собственно одинаковой съ гидроиднымъ полипомъ, т. е. взрослой формой Coelenterata, а также фактъ нахожденія гастрюляціи въ эмбриональномъ развитіи Coelenterata лишь у нѣкоторыхъ изъ сцифомедузъ и изъ Anthozoa, тогда какъ у всѣхъ Hydrozoa она отсутствуетъ—все это давало и даетъ многимъ изслѣдователямъ полное основаніе сомнѣваться въ правильности предположенія, что гастрея должна считаться исходнымъ, первичнымъ многоклѣточнымъ организмомъ. Филогенетическое значеніе гастреи несомнѣнно и общепризнанно, но она является лишь послѣднимъ звѣномъ въ той цѣпи формъ, которая вела отъ колоніальныхъ Protozoa къ целентерическимъ животнымъ, какимъ собственно должна считаться гастрея. Поскольку Coelenterata оказываются нисшими изъ нынѣ су-

ществующихъ Metazoa, постольку мы должны признать и значеніе гастрей въ филогеніи. Но теоретическое сраженіе изъ-за гастрей подобнымъ признаніемъ не прекращается — вопросъ сводится на ея происхожденіе. Имѣется ли основаніе полагать, что она получилась въ результатъ крайне простого процесса впячиванія одной части шаровой поверхности подъ другую у бластулсообразнаго организма, стоявшаго на границѣ Protozoa и Metazoa? Е. Naeskel именно такъ представлялъ себѣ ходъ вещей въ давномъ случаѣ. Но эмбриологія Coelenterata говоритъ другое, такъ какъ процессъ инвагинаціи оказывается совершенно нетипичнымъ для нихъ, и соотвѣтственно съ этимъ разные авторы ставили на первое мѣсто то деламинацію, то иммиграцію, придавая при этомъ соотвѣтствующее толкованіе филогеніи.

Я не буду вдаваться въ разборъ относящихся сюда гипотезъ и лишь кратко изложу свое мнѣніе, но долженъ заранее сказать, что для нашихъ дальнѣйшихъ теоретическихъ соображеній это не имѣетъ особаго значенія.

Наиболѣе близко къ инвагинаціи стоитъ широко распространенный у свободно развивающихся представителей Hyd-гозоа процессъ униполярной иммиграціи. Это ближайшее отношеніе, позволяющее считать инвагинацію лишь дальнѣйшимъ шагомъ въ развитіи униполярной иммиграціи, даетъ уже указаніе на дѣйствительную филогенетическую важность послѣдняго процесса. На это же указываетъ присутствіе его у свободноживущихъ зародышей, т. е. у проводящихъ періодъ своего эмбриональнаго развитія въ тѣхъ приблизительно условіяхъ, въ которыхъ существовали и предки Coelenterata. Наконецъ, біологическая сторона дѣла, отмѣченная Е. Korschelt'омъ и К. Heider'омъ (1910, стр. 198), такова — личинка движется всегда своимъ аборальнымъ полюсомъ впередъ, и мерцательное движеніе ея клѣтокъ гонитъ при этомъ попадающія на пути мелкія частицы къ заднему, оральному концу тѣла, гдѣ онѣ и собираются въ образующемся здѣсь мертвомъ пространствѣ: мѣсто наиболѣе удобное для захватыванія ихъ располагающимися возлѣ клѣтками зародыша, тогда какъ на остальномъ протяженіи тѣла это почти невозможно вслѣдствіе движенія частицъ. Указанный біологическій моментъ представляется очень важнымъ, а именно: онъ долженъ

былъ обусловливать раздѣленіе труда между одинаковыми сначала клѣтками въ такомъ направленіи, что располагавшіяся у задняго конца тѣла становились элементами захватывающими пищу для всего организма, т. е. энтодермальными, прочія-же играли роль главнымъ образомъ двигающихъ и защищающихъ, т. е. эктодермальныхъ элементовъ.

Набросавъ общими штрихами вѣроятный путь въ гастреѣ, я повторю, что для нашихъ теоретическихъ соображеній то или иное представленіе о немъ имѣетъ мало значенія—общепризнаннымъ положеніемъ слѣдуетъ считать, что отправной точкой въ развитіи Metazoa въ концѣ концовъ является бластулеподобный организмъ, стоявшій на границѣ Protozoa и Metazoa. Бластея, какъ называетъ такой организмъ Е. Haeckel, уже не позволяетъ различать эктодерму или энтодерму—это шарообразной или овальной формы тѣло, всѣ клѣтки котораго, располагающіяся по поверхности, болѣе или менѣе одинаковы. Какъ переходная форма отъ колониальныхъ Protozoa къ Metazoa, бластея можетъ быть рассматриваема съ двухъ различныхъ точекъ зрѣнія, и мы, подходя къ ней со стороны Metazoa, разберемъ вопросъ о присущихъ ей первоорганахъ, о чемъ, конечно, не можетъ быть и рѣчи, если мы обратимся къ ней, какъ колониальному Protozoa.

А. Lang (op. cit., стр. 135) такъ характеризуетъ бластею: „Die somatische Zellen (Protozoenindividuen) sind der gallertigen structurlosen Grundsubstanz oberflächlich in einschichtiger Lage eingebettet. Eine solche Aneinanderlagerung von Zellen an einer Oberfläche nennt die Lehre von den Zellen und den aus Zellen gebildeten Geweben ein Epithel—oder Oberflächengewebe.... Die von der oberflächlichen Schicht somatischer Zellen umschlossene zentrale Gallerte enthält eine Menge größerer kugliger Reservzellen,... Keimzellen“. Такимъ образомъ рассматриваемая какъ многокѣточный организмъ бластея должна была обладать двумя кѣточными первоорганами—соматическимъ эпителиемъ и гонадой, и однимъ некѣточнымъ—связывающей и опорной галлертой. Соматическій эпителий несъ всѣ функціи за исключеніемъ функціи опоры и связи, которую принимала на себя продуцируемая имъ галлерта, и функціи размноженія, которая была присуща несоматическимъ, половымъ клѣткамъ.

Какъ-бы мы не представляли постепенный переходъ отъ бластей къ гастрей, галлерта какъ первоорганъ связи и опоры должна была играть важную роль въ переходныхъ формахъ. Единственный процессъ, которому онъ подвергался при этомъ, состоялъ въ уменьшеніи занимаемаго имъ пространства, такъ какъ галлертное неклеточное вещество въ бóльшей или мѣньшей степени должно было вытѣсняться нарождавшейся энтодермой, а затѣмъ и кишечной полостью. Неизмѣннымъ оставалось образованіе галлерты на счетъ всѣхъ соматическихъ элементовъ, какъ это имѣло мѣсто въ бластяхъ и какъ сохранилось въ гастреѣ, гдѣ оба дифференцировавшіеся слоя—эктодерма и энтодерма—одинаково принимаютъ участіе въ продукціи галлерты.

Такимъ образомъ неклеточная галлерта, несшая функции связи и опоры, должна представлять изъ себя образованіе внѣпластовое. Это первоорганъ болѣе древній, чѣмъ эктодерма и энтодерма гастреи. Дѣйствительно, если мы станемъ разсматривать бластею съ точки зрѣнія колоніальной формы Protozoa, то должны поставить еѣ приблизительно на уровнѣ организаціи животныхъ, очень близкихъ, напр., къ Volvox. Передъ нами общепринятая парадигма. И у такой формы Protozoa галлерта бываетъ богато развита, образуя ту массу, которая связываетъ отдѣльныхъ недѣлимыхъ въ одну колонію. Мы должны пойти дальше и въ существованіи галлерты видѣть основной моментъ, вызвавшій вообще появленіе того типа колоніальности у простѣйшихъ, который дальше привелъ къ развитію Metazoa. Въ тотъ самый моментъ, какъ одноклеточный организмъ началъ продуцировать вокругъ себя основное галлертное вещество, онъ вступилъ на путь, ведущій къ Metazoa. Подобные организмы среди Flagellata намъ извѣстны, такъ что ненадобно даже особенно богатой игры фантазіи, чтобы оцѣнить правильность, законность нашего допущенія.

Итакъ, можно сказать, что галлертное основное вещество унаслѣдовано Metazoa отъ простѣйшихъ, что оно характерно для всей той линіи развитія, которая ведетъ къ Metazoa, и что уже по одному этому мы должны у Metazoa признать его самостоятельность и поставить въ филогенетическомъ отношеніи въ уровень съ клеткой.

Допуская единство основного вещества для всѣхъ многоклеточныхъ животныхъ и для всего ряда одноклеточныхъ, ведущихъ къ Metazoa, мы рассматриваемъ это основное вещество чисто съ филогенетической точки зрѣнія. Какъ въ морфологическомъ, такъ и въ физиологическомъ отношеніяхъ дѣло обстоитъ иначе, и, конечно, нѣтъ никакихъ основаній утверждать, что морфологически и физиологически галлерта простѣйшихъ одинакова съ галлертной тканью основного вещества, напр., у медузъ, или эта послѣдняя тождественна соединительной ткани позвоночныхъ животныхъ. У однихъ формъ мы имѣемъ безструктурную, гомогенную массу, у другихъ мы находимъ въ ней хорошо развитыя волокна, у третьихъ сюда присоединяются разнообразныя клеточныя образованія. Естественно, что разнообразію и осложненію морфологическаго строенія основного вещества должна соответствовать разница и въ физиологическомъ отношеніи. Есть основанія утверждать, что въ основѣ всѣхъ этихъ измѣненій лежитъ разница въ химизмѣ рассматриваемыхъ образованій. Однако все это ничуть не противорѣчитъ положенію объ единствѣ основного вещества въ указанномъ рядѣ животныхъ, разъ мы смотримъ на морфологию и физиологию съ эволюціонной точки зрѣнія, единственно научной въ настоящее время. Филогенетическое единство является лишь выраженіемъ процесса постепенной дифференцировки и осложненія основного вещества въ животномъ царствѣ. Это рядъ постепеннаго измѣненія, ведущій отъ примитивной галлерты Protozoa къ наиболѣе высоко организованнымъ тканямъ основного вещества у Metazoa. Дать всестороннюю картину этого ряда—задача будущихъ изслѣдованій.

Большое филогенетическое значеніе основного вещества не соответствуетъ, повидимому, скромной роли, какую оно играетъ въ онтогеніи Metazoa. Дѣйствительно, эмбриологическія изслѣдованія обыкновенно довольно туманно говорятъ о „галлертномъ ядрѣ“, находимомъ въ сегментаціонной полости бластулы многихъ животныхъ. Точныя указанія на появленіе опорной пластинки у Hydrozoa имѣются уже всегда со времени дифференцировки эктодермы и энтодермы, т. е. со стадіи планулы. Повидимому, образованіе присущее уже одноклеточнымъ предкамъ Metazoa должно-бы появляться очень рано въ эмбриональномъ развитіи, а не на такихъ относительно позднихъ стадіяхъ, какъ, напр., планула. Но здѣсь слѣдуетъ

довольно осторожно относиться къ рѣшенію вопроса. Во-первыхъ, фактическія данныя, имѣющіяся въ нашемъ распоряженіи, крайне недостаточны, такъ какъ большинство изслѣдователей почти не обращало вниманія на такое образованіе, какимъ казалась совершенно лишенная теоретическаго и практическаго интереса галлерта. Во-вторыхъ, первый періодъ эмбриональнаго развитія, именно дробленіе яйца, имѣетъ свои совершенно опредѣленныя задачи — для него характерно усиленное размноженіе клѣтокъ. Дѣленіе клѣтки является господствующимъ фізіологическимъ процессомъ, который отодвигаетъ на задній планъ или сводитъ на нѣтъ большинство другихъ фізіологическихъ процессовъ, въ томъ числѣ и продукцію основного вещества. Последнее появляется тогда, когда кипучая работа по созданію необходимаго клѣточного матеріала начинаетъ уступать мѣсто формативнымъ процессамъ, куда собственно должно быть отнесено и развитіе основного вещества, т. е. во времени бластулы и гаструляціи. На сравнительно позднее появленіе галлерты у гидроидныхъ полиповъ могло не остаться безъ вліянія, наконецъ, и то обстоятельство, что во взросломъ состояніи этихъ животныхъ она представлена лишь компактными опорными пластинками. Ценогенетически ея редукція могла перейти и на эмбриональныя стадіи развитія. Кромѣ всего этого, мнѣ кажется возможнымъ, что смѣна функцій играла нѣкоторую роль въ болѣе позднемъ появленіи галлерты, а именно: функція связи, стоявшая во главѣ фізіологической дѣятельности галлерты Protozoa, замѣняется у высшихъ Metazoa главнымъ образомъ функціей опоры. Въ связи съ подобнымъ процессомъ опять таки становится возможнымъ ценогенетическое запаздываніе въ появленіи галлерты.

Рѣшеніе вопроса приходится оставить до появленія новыхъ, соотвѣтственнымъ образомъ поставленныхъ изслѣдованій.

---

Выше мы уже указывали, что неклѣточное основное вещество должно быть признано по своему возникновенію, т. е. съ филогенетической точки зрѣнія, и по своему появленію въ эмбриональномъ развитіи образованіемъ, стоящимъ



внѣ зародышевыхъ пластовъ. Разсмотримъ теперь, что представляетъ изъ себя неклеточное основное вещество и его производныя въ освѣщеніи, даваемомъ теоріей зародышевыхъ пластовъ.

Обыкновенно говорятъ, что въ эмбриональномъ развитіи различными путями изъ бластулы получается „двуслойный“ зародышъ. Не смотря на горячія нападки со стороны нѣкоторыхъ изслѣдователей, въ настоящее время можно считать общепризнаннымъ, что образующія его эктодерма и энтодерма представляютъ изъ себя первичные зародышевые пласты. Рассматривать понятіе о зародышевыхъ пластахъ въ исторической перспективѣ, не входитъ въ мои задачи, а потому прямо перехожу къ дальнѣйшимъ теоретическимъ соображеніямъ.

Какъ мы видѣли, кромѣ названныхъ клеточныхъ образованій въ „двуслойномъ“ зародышѣ имѣется еще слой неклеточнаго основного вещества, располагающійся между эктодермой и энтодермой. Слой этотъ можно производить во многихъ случаяхъ непосредственно отъ бластодермы, но какъ общее положеніе можно принять, что онъ оказывается такого-же возраста, какъ и сами эктодерма и энтодерма. Въ какомъ-же отношеніи къ первичнымъ зародышевымъ пластамъ слѣдуетъ поставить указанный слой основного вещества?

Мнѣ кажется, что рѣшающей въ этомъ вопросѣ, какъ и вообще въ вопросѣ о зародышевыхъ пластахъ должна быть филогенетическая точка зрѣнія. А именно, первоорганы гастрей или планей при повтореніи этой формы въ онтогеніи представляются намъ въ видѣ зародышевыхъ пластовъ, другими словами—первоорганъ проецируется въ эмбриональномъ развитіи какъ зародышевый пластъ. Однако ввиду специфичности физиологическихъ функцій на раннихъ стадіяхъ развитія зародыша, т. е. ввиду преобладанія функціи онтогенеза, первоорганы по своему строенію не могутъ быть тождественными съ зародышевыми пластами, и, какъ это отмѣчалось нѣкоторыми изслѣдователями, разница можетъ быть болѣе или менѣе значительной.

Первоорганамъ клеточнымъ—эктодермальному эпителию покрова и энтодермальному эпителию кишечника соотвѣтствуютъ клеточные зародышевые пласты—эктодерма и энтодерма. Такой выводъ совершенно правиленъ и общепринятъ

въ связи съ тѣмъ, что ученіе о зародышевыхъ пластахъ развивалось при безраздѣльномъ господствѣ въ наукѣ исключительно клѣтки, почему и сами зародышевые пласты мыслились всегда какъ состоящіе исключительно изъ клѣтокъ. Въ рамки подобнаго представленія однако не умѣщается фактъ существованія неклѣточного первооргана опорной галлерты, которому въ эмбриональномъ развитіи вполне соответствуетъ разсматриваемый нами неклѣточный слой основного вещества. Но самый фактъ существованія указаннаго соответствія заставляетъ признать, что являющійся неклѣточнымъ слой основного вещества, по крайней мѣрѣ, равноцѣненъ клѣточнымъ зародышевымъ пластамъ эктодермы и энтодермы. Раньше мы уже имѣли дѣло съ вопросомъ о клѣточности и неклѣточности по отношенію къ тканямъ и рѣшили его въ смыслѣ расширенія понятія о ткани, подраздѣливши ихъ на клѣточные и неклѣточные. Вполне логичнымъ представляется пойти тѣмъ-же путемъ въ вопросѣ о зародышевыхъ пластахъ и вмѣсто расплывчатаго понятія о равноцѣнности неклѣточного образованія клѣточнымъ зародышевымъ пластамъ просто признать, что существуютъ клѣточные и неклѣточные зародышевые пласты. Съ этой точки зрѣнія естественнымъ является уже самъ собою напрашивающійся выводъ, что неклѣточному первооргану опорной галлерты соответствуетъ неклѣточный зародышевый пластъ, представленный слоемъ основного вещества.

Съ филогенетической точкой зрѣнія при разрѣшеніи вопроса о зародышевыхъ пластахъ нѣкоторые авторы не соглашались, нѣкоторые находятъ её въ томъ или иномъ отношеніи недостаточной. Я стану теперь на чисто морфологическую точку зрѣнія, проводимую въ „Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere“ Е. Korschelt'a и К. Heider'a (1910). Мы читаемъ (стр. 172): „Für uns sind die Keimblätter... die Anlagen bestimmter Körperschichten bei normaler Entwicklung“. Являясь безусловно зачаткомъ средняго слоя тѣла, напр., Coelenterata или плоскихъ червей, неклѣточное основное вещество въ такомъ случаѣ несомнѣнно должно быть признано зародышевымъ пластомъ. Къ тому-же заключенію приходимъ мы, если будемъ разсматривать зародышевые пласты съ чисто физиологической стороны, а именно: слой основного вещества

является независимымъ органомъ зародыша, и независимые органы получаютъ изъ него въ дальнѣйшемъ развитіи.

Итакъ, рассматриваемый нами слой основного вещества есть неклѣточный зародышевый пластъ. Неклѣточность рѣзко отличаетъ его отъ клѣточныхъ пластовъ эктодермы и энтодермы, и чтобы подчеркнуть это обстоятельство, я предложилъ-бы называть этотъ зародышевый неклѣточный пластъ „парабластомъ“ —терминъ мнѣ кажущійся наиболѣе подходящимъ. Конечно, могутъ указать, что этотъ терминъ неудаченъ, такъ какъ въ состояніи повести къ путаницѣ понятій, но парабласть W. His'a (1868) такъ давно и вполне основательно погребенъ, а слабая попытка W. Waldeyer'a (1883) поддержать его была и быльемъ поросла, что мнѣ не представляется опасности возникновенія какой либо путаницы или смѣшенія понятій. Къ этому слѣдуетъ добавить, что и сами понятія настолько разнятся другъ отъ друга, что смѣшать ихъ рѣшительно невозможно, но между тѣмъ, какъ мы вскорѣ увидимъ, нѣчто общее въ нихъ имѣется.

Неклѣточный слой основного вещества въ зародышѣ является собственно истиннымъ среднимъ пластомъ въ отличіе отъ наружнаго —эктодермы и внутренняго —энтодермы, но назвать его мезодермой я безусловно не рѣшусь, такъ какъ съ понятіемъ о мезодермѣ всегда связано представленіе объ образованіяхъ клѣточного характера, и такъ какъ самый вопросъ о мезодермѣ былъ ареной такихъ жаркихъ схватокъ. что влить въ это освященное традиціей понятіе новое содержаніе значитъ совершенно отринуть весь ходъ его историческаго развитія, являющійся блестящей страницей лѣтописей зоологіи.

Разсмотримъ теперь въ какихъ отношеніяхъ въ ученію о мезодермѣ стоитъ нашъ парабласть. Для этой цѣли я постараюсь дать краткую характеристику современнаго состоянія вопроса о мезодермѣ.

Къ восьмидесятымъ годамъ прошлаго столѣтія относятся послѣднія попытки рассматривать какъ единый клѣточный зародышевый пластъ, какъ единую мезодерму всѣ эмбриональные зачатки, располагающіеся между эктодермой и энтодермой. Быстрый ростъ эмбриологіи позволилъ уже въ то время создать болѣе правильныя представленія, вылившіяся въ „Coelomtheorie“ братьевъ О. и R. Hertwig (1881). Мезодерма

была расчленена на два совершенно независимых рода образований, а именно: мезобласть, являющийся настоящим средним зародышевым пластом, и мезенхиму. Последняя представляется образованием совершенно особаго сорта—въ противоположность зародышевым пластамъ это „Mesenchymkeime“, т. е. (стр. 122) „embryonale Zellen, welche einzeln aus dem epithelialen Verbande ausscheiden“. Гистологическая точка зрѣнія, положенная въ основу понятія о мезенхимѣ, дала возможность довольно долго просуществовать теоретическимъ соображеніямъ братьевъ О. и Р. Hertwig, хотя они и подвергались не разъ довольно рѣзкой критикѣ. Однако мы будемъ совершенно неправильно представлять себѣ положеніе вопроса, если, читая главу о мезодермѣ О. Hertwig'a (1903) въ его „Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbelthiere“, будемъ думать, что развитіе представлений о мезодермѣ закончилось теоретическими соображеніями братьевъ О. и Р. Hertwig. Нѣтъ, наука двигалась здѣсь впередъ. Еще въ 1886 году N. Kleinenberg выступилъ ярко и рѣзко съ идеей, что мезодермы совершенно не существуетъ въ формѣ зародышеваго пласта, а есть лишь цѣлый рядъ отдѣльных эмбриональных зачатковъ различныхъ органовъ. Однако было точно установлено, что мезобласть братьевъ О. и Р. Hertwig или, какъ его теперь болѣею частью называютъ, целомическая мезодерма или целотелій безусловно является такимъ эмбриональнымъ образованиемъ, которое съ полнымъ правомъ можетъ быть названо вѣточнымъ зародышевымъ пластомъ. Фактъ этотъ разсматривается и оцѣнивается съ разныхъ теоретическихъ точек зрѣнія. Въ настоящее время борются два взгляда—энтероцѣль-теорія, поставленная на видное мѣсто братьями О. и Р. Hertwig (1881), и гоноцѣль-теорія, развитая главнымъ образомъ R. S. Bergh'омъ (1885), Э. Мейеромъ (1890 и 1898) и А. Lang'омъ (1903). По первой изъ нихъ целомическая мезодерма представляетъ не что иное, какъ отшнуровавшіяся периферическія части кишечника, слѣдовательно она не можетъ быть поставлена въ одинъ уровень съ эктодермой и энтодермой, а, происходя отъ последней, должна быть разсматриваема какъ вторичный зародышевый пластъ. Эктодерма и энтодерма являются, напротивъ, первичными зародышевыми пластами. Гоноцѣль-теорія видитъ въ цело-

мической мезодермѣ, говоря словами Э. А. Мейера (1898, стр. 306), „первичную половую ткань, первоначальные элементы которой, т. е. пропационныя клѣтки, уже дифференцировались у прародителей Metazoa до раздѣленія общей массы соматическихъ клѣтокъ на экто- и энтодерму... Согласно съ такимъ взглядомъ означенная эмбриональная ткань пріобрѣтаетъ значеніе третьяго первооргана, при томъ еще болѣе древняго, чѣмъ оба первичныхъ зародышевыхъ пласта“. Съ этой точки зрѣнія нѣтъ надобности въ раздѣленіи на первичные и вторичные зародышевые пласты, только затемняющемъ положеніе дѣла, и совершенно безразличнымъ становится фактъ существованія целомической мезодермы начиная лишь съ сравнительно высоко организованныхъ формъ, какими являются аннелиды.

Въ наши задачи не входитъ детальный разборъ энтероцель- и гоноцель-теорій, такъ какъ для нашихъ дальнѣйшихъ теоретическихъ построеній не имѣетъ особаго значенія, какой изъ нихъ мы отдаемъ предпочтеніе. Мнѣ, напримѣръ, кажется болѣе соотвѣтствующей фактамъ и ихъ пониманію гоноцель-теорія, но для насъ важно, главнымъ образомъ, существованіе мезобласта или целомической мезодермы, какъ зародышеваго пласта.

Что касается мезенхимы, то она уже и братьями О. и Р. Hertwig противопоставлялась зародышевымъ пластамъ и какъ нѣчто единое казалась лишь въ гистологическомъ отношеніи. Большинство болѣе новыхъ изслѣдованій расчленило ее и въ этомъ отношеніи, а именно: различается первичная мезенхима или мезенхима въ узкомъ смыслѣ и вторичная мезенхима или цѣлевхима. Первая происходитъ на счетъ первичныхъ зародышевыхъ пластовъ, вторая на счетъ целомической мезодермы. Въ филогенетическомъ-же отношеніи вообще къ мезенхимѣ примѣнимы слова Э. Мейера (1898, стр. 306), что она „не имѣетъ значенія морфологической единицы, а оказывается лишь сборной зародышевой тканью, заключающей въ себѣ зачатки различныхъ гетерогенныхъ тканей и органовъ“. Къ мезенхимѣ относился и нашъ парабластъ, рассматривавшійся лишь какъ ея межклѣточное вещество.

Вернемся теперь къ нашему парабласту и въ связи съ нимъ прослѣдимъ различныя „мезодермальные“ образованія,

Въ чистомъ видѣ парабласть является какъ средній зародышевый пластъ у большинства Hydrozoa, нѣкоторыхъ Scyphomedusae, а очень немногихъ Anthozoa, гдѣ онъ во взросломъ состояніи представленъ неклѣточной тканью основного вещества, совершенно лишенной клѣтокъ. Однако уже у Coelenterata ясно намѣчена его дальнѣйшая судьба, какъ особаго рода внутренней среды, куда частью врастаютъ, частью совершенно выселяются разнаго рода клѣточные образования. Прежде всего въ немъ появляются различные амeboидные элементы, что мы находимъ у большинства Scyphomedusae и почти всѣхъ Anthozoa. Вполнѣ естественно, что свободная подвижность разныхъ амeboцитовъ, относительно разнообразныхъ функцій которыхъ мы здѣсь распространяться не будемъ, обуславливала появленіе именно этихъ элементовъ въ первую голову въ парабластѣ. Но съ ихъ появленіемъ характеръ парабласта, какъ единаго средняго зародышеваго пласта совершенно еще не затмевается.

Уже въ группѣ Coelenterata появляются въ парабластѣ, отдѣляясь совершенно отъ ихъ родной почвы—эктодермы или энтодермы, системы мышечныхъ волоконъ, какъ это бываетъ у Siphonophora и Anthozoa. Подобныя системы мышцъ, не нарушая единства парабласта, въ то-же время придаютъ ему характеръ уже нѣкотораго сборнаго образования, что въ еше организованныхъ группахъ рѣзко видается въ глаза и стираетъ его пластовый характеръ. Въ послѣднемъ отношеніи особенно важно еще то обстоятельство, что начиная съ Stenophora мы встрѣчаемъ весьма раннюю закладку различныхъ мышцъ въ видѣ различныхъ, рѣзко дифференцированныхъ эмбриональных зачатковъ мезенхиматознаго или, быть можетъ, мезодермальнаго характера.

У высшихъ представителей червей—турбеллярій, трематодъ, цестодъ—парабласть уже богато населена различными системами органовъ, что въ концѣ концовъ сводитъ его во взросломъ состояніи, какъ мы видѣли, до системы мало замѣтныхъ пограничныхъ образований, а въ эмбриональномъ развитіи даетъ впечатлѣніе не единаго средняго пласта, а конгломерата клѣточныхъ зачатковъ разныхъ органовъ. Сюда относятся системы различныхъ мышцъ, гонады, специфическая клѣточная мезенхима плоскихъ червей, а кромѣ того экскреторная и нервная системы. Лишь у немертинъ наблюдается довольно сильное

развитіе парабласта, благодаря тому главнымъ образомъ, что изъ названныхъ образованій специфическая клѣточная мезенхима у нихъ бываетъ иначе и несравненно слабѣе представлена, чѣмъ у прочихъ группъ плоскихъ червей.

Annelides, наконецъ, даютъ намъ образецъ законченнаго развитія высшей ступени организаціи, и здѣсь мы видимъ картину сложнаго ряда рано появляющихся клѣточныхъ зачатковъ. Во-первыхъ, здѣсь залагаются какъ мезенхиматозныя образованія первичныя мышцы, далѣе протонефридіи, и какъ производное эктодермы нервная система. Во-вторыхъ, у аннелидъ впервые появляется целомическая мезодерма, отъ которой берутъ начало гонады, целотелій, масса мышцъ, части метанефридій. У взрослого животного парабласть въ большинствѣ случаевъ оказывается представленнымъ системой пограничныхъ образованій, мало привлекавшихъ вниманіе до самаго послѣдняго времени, выясненіе эмбриональнаго развитія которыхъ есть задача будущихъ изслѣдованій.

Такимъ образомъ, неклѣточный парабласть лишь у Coelenterata играетъ важную роль наравнѣ съ эктодермой и энтодермой; у выше организованныхъ группъ онъ постепенно отступаетъ на второй планъ, вытѣсняясь клѣточными образованіями эктодермального и мезенхиматознаго происхожденія, а особенно целомической мезодермой. Этотъ выводъ, къ сожалѣнію, лишь у Coelenterata можетъ быть точно обоснованъ какъ на данныхъ эмбриологіи, такъ и на данныхъ сравнительной анатоміи; у прочихъ группъ онъ вполне соотвѣтствуетъ сравнительно-анатомическимъ фактамъ, но данныя эмбриологіи оказываются еще крайне недостаточными или совершенно отсутствуютъ.

---

Для завершенія нашихъ теоретическихъ соображеній относительно неклѣточнаго основного вещества остается рассмотретьъ образуемый имъ средній зародышевый пластъ — парабласть — съ точки зрѣнія органогенеза.

Какъ клѣточные зародышевые пласты — эктодерма, энтодерма и целомическая мезодерма даютъ начало вполне определеннымъ клѣточнымъ органамъ и ихъ системамъ, такъ и парабласть производитъ двѣ системы органовъ, а именно: 1, органы связи и опоры, 2, кровеносную систему.



Первая система органовъ была уже нами довольно подробно разсмотрѣна при ознакомленіи съ тканью основного вещества въ разныхъ группахъ животныхъ. Тамъ мы дали подробную морфологическую характеристику этой, по большей части, очень экстенсивной системы, а также охарактеризовали ея филогенетическое развитіе. Все дальнѣйшее изложеніе было посвящено выясненію вопроса объ ея происхожденіи. Поэтому, не повторяя уже сказаннаго, переходимъ къ другому производному парабласта — кровеносной системѣ, относительно которой мы высказывались лишь попутно при описаніи кровеносной системы *Polychaeta* въ связи съ пограничными образованіями послѣднихъ.

Первыя попытки поставить и разрѣшить вопросъ о происхожденіи кровеносной системы были сдѣланы въ семидесятыхъ годахъ прошлаго столѣтія. Вскорѣ же намѣтились и тѣ два главныхъ теченія, по которымъ пошли дальнѣйшіе изслѣдователи — это представленіе о кровеносной системѣ какъ схизоцѣлѣ, т. е. какъ рядѣ образующихся *in situ* щелей въ разныхъ тканяхъ и между ними, или какъ о бластоцѣлѣ, т. е. системѣ полостей, являющейся остаткомъ первичной полости тѣла — бластоцѣля. Послѣдній взглядъ, разработанный сначала О. Bütschli (1883), довольно долго былъ господствующимъ, тогда какъ представленіе о кровеносной системѣ, какъ схизоцелѣ, уже точно сформулированное въ „*Coelomtheorie*“ братьевъ О. и Р. Hertwig (1881), принималось сравнительно немногими изслѣдователями. Однако я не буду здѣсь подробно излагать исторію вопроса, такъ какъ она уже прекрасно изложена А. Lang'омъ (1903) въ его „*Beiträge zu einer Trophocöltheorie*“, а прямо перейду къ современному состоянію вопроса о происхожденіи кровеносной системы.

Въ настоящее время стоитъ на ряду съ бластоцѣль-теоріей О. Bütschli и даже является болѣе распространенной трофоцѣль-теорія А. Lang'a (1903), представляющая своеобразное измѣненіе взглядовъ на кровеносную систему какъ на схизоцель. Далѣе, названія схизоцель-теоріи вполнѣ заслуживаютъ теоретическія представленія М. Fernandez'a (1905), являющіяся прекраснымъ развитіемъ идей братьевъ О. и Р. Hertwig. Наконецъ, совершенно особнякомъ стоитъ гемоцель-теорія F. Vejdovsky'аго (1905), которую нельзя отнести ни къ одному изъ указанныхъ направленій —

(стр. 166) „Das Gefäßsystem stellt einen Hohlraum sui generis vor, welcher weder vom Blastocöl, noch Schizocöl abgeleitet werden kann und füglich als Hämocöl bezeichnet wird“.

Мы изложимъ гемоцель-теорію собственными словами ея автора (1905, стр. 155--158): „der sog. Darmblutsinus die ursprünglichste Komponente des Gefäßsystems vorstellt und... dieser Sinus ein integrierender Bestandtheil des Entoderms ist... Die Untersuchungen zeigen, daß das Darmepithel nach außen eine cuticulaartige Basalmembran absondert, zwischen welcher und dem Darmepithel sich die Blutflüssigkeit ansammelt. Doch bleiben einzelne Zellen des Epithels durch lange Fortsätze mit der Basalmembran in Verbindung, namentlich auch die amöboiden Ersatzzellen des Entoderms. In dem Maße nun, wie durch die Assimilationstätigkeit der Darmzellen sich die Blutflüssigkeit vermehrt, erweitert sich der Blutsinus an der Basis des Darmepithels und es lösen sich einzelne amöboide Ersatzzellen aus dem Verbande derselben los und erscheinen dann als selbständige Komponenten der äußeren bindegewebigen Umhüllung (der ursprünglichen Basalmembran).. Aber auch die gewöhnlichen Entodermzellen können mittels langer Fortsätze mit der Basalmembran in Verbindung stehen. Auf diese Weise liegt der Darmblutsinus im Entoderm selbst und seine äußere bindegewebige, dicht unter der Muskulatur des Darmes sich erstreckende Umhüllung wird als Vasotheil bezeichnet, dessen Zellen mit Kernen höckerartig in das Lumen des Sinus vorspringen... Das durch eine Delamination des Entoderms entstandene Vasotheil ist daher die ursprünglichste Umhüllung der Blutbahnen... Da ferner die Hauptblutbahnen, wie das Herz und das Bauchgefäß, einfache Differenzierungen des Blutsinus vorstellen, muß sich in erster Reihe auch das Vasotheil an deren Bildung beteiligen. Die Zellen des Vasotheils vermehren sich kinetisch in diesen Bahnen und bilden auf diese Weise eine innere Ausstattung... Diese innere Ausstattung verbreitet sich aber auch in die später sich bildenden Seitengefäße, ja sie tritt auch in die Capillaren hinein.... Die Bildung der Ernährungsflüssigkeit und deren ursprünglicher Umhüllung fällt also dem Entoderm zu. Um die weitere Verteilung des Blutes in der Leibeshöhle

sorgt dagegen das äußere Cölothel, welches sich nur in Gestalt der Muskelzellen an das Vasotheil anlegt“.

Я не буду вдаваться въ дальнѣйшія гистологическія детали гемоцель-теоріи F. Vejdovsky'аго, такъ какъ его выводы быстро были признаны несоотвѣтствующими фактическому матеріалу или построенными на неправильно понятыхъ фактахъ. Дѣйствительно, можно считать твердо установленнымъ, что 1, вазотелій въ околкишечномъ кровеносномъ синусѣ и сосудахъ аннелидъ встрѣчается лишь очень рѣдко, 2, внутренняя ихъ выстилка образована „соединительно-тканной интимой“, и 3, происхожденіе ихъ въ эмбриональномъ развитіи не соотвѣтствуетъ предположеніямъ F. Vejdovsky'аго. Даже въ тѣхъ случаяхъ, гдѣ, повидимому, факты могли-бы говорить за гемоцель-теорію, положеніе неясно. Такъ, у Hirudinea, мы имѣемъ, повидимому, эндотеліальную выстилку въ брюшномъ и комиссуральныхъ сосудахъ, но F. Vejdovsky за вазотелій принимаетъ совершенно другого рода образованія, а именно расположенные пристѣнно амебоциты; кромѣ того и настоящій эндотелій въ околкишечномъ синусѣ какъ разъ отсутствуетъ. Исходя изъ подобныхъ положеній, В. Заленскій (1907), I. Schiller (1907), S. Sterling (1909), L. Zürcher (1909), A. Dyrssen (1912), E. Lee (1912) рѣшительно высказались противъ гемоцель-теоріи F. Vejdovsky'аго.

Перехожу къ трофоцель-теоріи A. Lang'a (1903), которая касается кровеносной системы главнымъ образомъ аннелидъ, и постараюсь изложить её словами автора (стр. 193—200): „In dem Maße, als sich die Sackogonaden zu Gonocölsäcken erweiterten, trat das primäre Trophocöl zurück, d. h. die metameren .. Darmdivertikel des Gastrocöls verkürzten sich und schwanden, an ihrer Stelle einen Raum zurücklassend, der sich mit aus dem Darm diffundierender ernährender Flüssigkeit füllte. Dieser Raum war der erste Anfang des Blutgefäßsystems. Das Blutgefäßsystem bestand also in seinen ersten Anfängen a) aus dem Darmsinus, einem .. Spalt-raum zwischen der epithelialen Wand des röhrenförmig gewordenen Darmes und der kontraktilen Cölomwand, b) aus ringförmigen Septalsinussen, d. h. Spalträumen zwischen den Wänden der aufeinander folgenden Gonocölsäcke. Dazu kommen noch hinzu c) Mesenterialsinüsse, d. h. Verlängerungen

des Darmsinus in sagittaler Richtung zwischen die Gonocölsäcke der rechten und der linken Seite.. Das Blutgefäßsystem ist ein Schizocöl im Sinne Huxleys, das zuerst durch Auseinanderweichen der anfänglich nahe aneinander liegenden Epithelwände des Gastrocöls und des Gonocöls auftrat. Es ist möglich, daß sich hierzu noch andere periphere Schizocölräume in vom Darm und vom Gonocöl entfernten Geweben des Körpers hinzugesellten. Bei den Anneliden spielen sie jedenfalls keine große Rolle. Die Kontraktionen der Gonocölvände, welche von Anfang an eine zunächst schaukelnde, fluktuierende Bewegung der Hämolymphe hervorrufen mußten, konnten sich immer mehr und immer spezieller in den Dienst dieser Blutbewegung stellen. Die äußere Wand der Gonocölsäcke blieb ab origine mit der Körperwand verwachsen. Durch zunehmende Verwachsung der Wandungen der aufeinander folgenden Cölomsäcke, der gegenüberliegenden Cölomsäcke der rechten und linken Seite..., ferner durch Verwachsung der medialen Wand der Gonocölsäcke mit dem Epithelrohr des Darmes wurde die Flut der ernährenden Hämolymphe... eingedämmt, in bestimmte Bahnen gelenkt, kanalisiert. Diese Kanäle sind die Blutgefäße. Das erste Gefäß, das sich wahrscheinlich vom Darmblutsinus sonderte und selbständig wurde, war das... Bauchgefäß. Mit dessen Sonderung wurde das Zurückströmen des im Darmblutsinus nach vorn getriebenen Blutes und damit zum ersten Male eine Zirkulation ermöglicht. Die echten Blutgefäße haben ab origine keine anderen Wandungen als 1) die Gonocölwandung und eventuell 2) die Epithelwand des Darmes... Da die Cölomwand da, wo nicht auch das Darmepithel beteiligt ist, ausschließlich die Wand der Blutgefäße bildet, deren Lichtung sie ihre Basis zukehrt, so wäre zu erwarten, daß sich speziell an der Wand der Blutgefäße die nämlichen Etappen wiederholen, wie überhaupt an der gesamten Cölomwand. Wir hatten dann 1) Gefäße mit einfacher, nicht kontraktile Cölothelwand, die Basal—oder Grenzmembran des Epithels dem Lumen zugekehrt; 2) Gefäße mit kontraktile Cölothelwand, wobei die Epithelzellen selbst kontraktile sind; 3) Gefäße mit zweischichtiger Cölothelwand ...außen das Endothel der Leibeshöhle und... innen die Muskelschicht oder das Muskelepithel mit der der Gefäßlichtung zugekehrten Basalmembran... Unsere Hämocöl-

theorie hat somit für ein eigenes und echtes, der Gefäßmuskularis innen anliegendes Gefäßepithel (Endothel) keinen rechten Platz. Wenn endothelartige Bildungen vorkommen, so handelt es sich um ein meist diskontinuierliches Pseudoepithel... Die innere viscerele Muskelschicht der Cölomsäcke wurde zur Muskulatur des Darmes“ (Darmblutsinus). „Indem sich... Rinnen, welche das Cöllothel an seiner äußeren Oberfläche durchfurchen, abschnüren, entstehen Cölothelröhren, d. h. Gefäße, die ihre Basalmembran (die Intima) der Gefäßlichtung zukehren... Zu den endotrophischen Bildungen der Cölomwand... gesellen sich analoge exotrophische hinzu, die sich vielfach in die Lichtung der Gefäße hinein produzieren. Solche exotrophische Bildungen, gleichsam Cöllothelhernien, sind die Herzkörper, die Klappen und verwandte Zellwucherungen... Die Hämocysten sind wahrscheinlich exotrophisch sich loslösende Gebilde der cöllothelialen Gefäßwände“.

Эта прекрасно развитая трофоцель-теорія А. Lang'a, въ значительной мѣрѣ воспринявшая въ себя взгляды на происхожденіе кровеносной системы аннелидъ Э. Мейера (1898), была встрѣчена въ наукѣ сочувственно и легла въ основу многихъ работъ по кровеносной системѣ. Но въ настоящее время уже вполне выяснились нѣкоторыя ея слабыя стороны. Такъ, во-первыхъ, она совершенно не приложима къ немертинамъ, нисшимъ представителямъ червей, обладающихъ кровеносной системой, гдѣ какъ разъ слѣдуетъ искать разгадки вопроса о ея происхожденіи, такъ какъ здѣсь она появляется впервые. Самъ А. Lang (1903, стр. 355) говоритъ: „Daß die Theorie für die Nemertinen versagt, bildet gewiß unter ihren vielen schwachen Punkten einen der schwächsten“. атѣмъ, едва-ли могутъ уложиться въ рамки трофоцель теоріи такіе кровеносные сосуды, какъ проходящіе въ покровномъ эпителии капилляры жабръ Annelides, являющіеся безусловно крайне существенными для рассматриваемой системы. Наконецъ, дѣйствительно „самымъ слабымъ пунктомъ“, на который собственно можно свести и предыдущіе, является неправильная оцѣнка внутренняго слоя стѣнки сосудовъ, представляющаго, по мнѣнію А. Lang'a, только базальную или пограничную перепонку целотеліального эпителія. Все вниманіе автора, вообще полагающаго, что стѣнки сосудовъ раньше слишкомъ мало занимали изслѣдователей,

сконцентрировано на указанномъ эпителии, но такой постоянный компонентъ стѣнки, какъ базальная или пограничная перепонка совершенно не останавливаетъ на себѣ мысль А. Lang'a, что, конечно, легко объясняется общою невыработанностью представлений о значеніи подобныхъ образований.

Однако уже F. Leudig (1889) и R. S. Berg (1900, 1902) вполне правильно указывали на „соединительно-тканый“ характеръ интимы сосудовъ. F. Leudig (op. cit., стр. 27) даетъ прекрасную оцѣнку этого факта, говоря, что „Zwischen Bindegewebe und Bluträumen herrscht innige Beziehung; beide gehören zusammen wie Berg und Tal“. Исследуя кровеносные сосуды Tunicata, ученикъ А. Lang'a М. Fernandez (1905) имѣлъ возможность оцѣнить значеніе соединительной ткани въ строеніи стѣнки сосудовъ у этихъ животныхъ и сдѣлалъ соотвѣтствующие теоретическіе выводы. Отъ соображеній А. Lang'a его взглядъ отличается главнымъ образомъ тѣмъ, что (op. cit., стр. 398) „nach ihr auch innerhalb der cölomatischen Wandung stets noch eine Schicht vorkommen soll, welcher eine selbständige Bedeutung zugesprochen wird“.

М. Fernandez (op. cit., стр. 413—414) слѣдующимъ образомъ формулируетъ свои теоретическія соображенія.

„Das Blutgefäßsystem aller Cölomtiere besteht aus 2 heterogenen Teilen, von welchen der zweite den ersten teilweise umfasst: 1) dem primären oder leitenden Apparat, „mesenchymatischer“ Herkunft; 2) dem secundären (zum großen Teil propulsatorischen) Apparat, der ein Differenzierungsprodukt der Cölomwand ist. Bei den mit einem Blutgefäßsystem, jedoch nicht mit einem Cölom ausgerüsteten Nemertinen wird ersteres ausschließlich durch den primären Apparat dargestellt. — Er ist ein Lückensystem im Körperparenchym, dessen dem Lumen zunächst liegende Zellen sich zu einem Vasothele anordnen, um welches die ausgeschiedene Parenchymgrundsubstanz eine geschlossene homogene Membran bildet. Die in der Nähe der Gefäße verlaufende („mesenchymatische“) Körpermuskulatur legt sich den Gefäßen an und bildet die Gefäßmuskulatur. Umschliesst ein Cölomabschnitt einen Teil des primären Apparates, die Kontraktion übernehmend, d. h. den secundären (propulsatorischen) Apparat bildend, so wird der umschlossene Teil des primären Gefäßsystems mehr oder we-



niger reduziert, während die nicht umschlossenen Teile sich als sog. „periphere Gefäße“ erhalten. Diese Teile zeigen im wesentlichen dieselbe Struktur wie das „primäre“ System bei Nemertinen... Auch innerhalb der umschlossenen Teile erhält sich mindestens die homogene Verdichtungsmembran der Mesenchymgrundsubstanz. Die ihr innen anliegenden Mesenchymzellen können entweder sehr weit zerstreut sein, oder sie liegen sich näher... (sog. „diskontinuierliches Pseudoendothel“), oder sie liegen eng und stoßen aneinander (sog. „wirkliches Gefäßendothel“). Andererseits können sie auf weite Strecken überhaupt fehlen. Insbesondere ist zwischen Pseudoendothel und eigentlichem Gefäßendothel nur ein gradueller, und kein fundamentaler Unterschied vorhanden. Zur selben Kategorie wie die Zellen der Endothelien gehören auch alle übrigen intravasalen Zellen (Blutkörperchen; sog. Klappen und sog. Herzkörperbildungen bei Anneliden....) Die Blutzellen gehören also dem primären System an“.

Такимъ образомъ, уяснивши значеніе соединительнотканнаго слоя стѣнки сосудовъ, М. Fernandez далъ ясное и полное разрѣшеніе вопроса о морфологіи кровеносной системы. Слѣдуетъ указать, что у Mollusca и Tunicata А. Lang (1903, стр. 347) также долженъ былъ признать значеніе соединительной ткани, но выводы его своеобразно неточны и односторонни „Das Herz ist ursprünglich der einzige eigenwandig—muskulöse Bestandteil des Blutgefäßsystems... Alle übrigen Teile sind ursprünglich lakunäre Kanäle des zwischen den Organen, in der Muskulatur und im Bindegewebe des Körpers auftretenden Schizocöls. Um sie herum kann das umgebende Bindegewebe eine Art eigene Wand bilden“.

Мнѣ кажется, что М. Fernandez нѣсколько утрированно подчеркиваетъ различіе компонентовъ стѣнки кровеносныхъ сосудовъ, давая имъ названіе „первичный“ и „вторичный аппаратъ“. На самомъ дѣлѣ въ развитіи кровеносной системы, какъ и въ развитіи другихъ системъ органовъ, мы имѣемъ постепенное осложненіе и дифференцировку, источники которыхъ могутъ быть довольно различны. Поэтому лучше не противопоставлять первичный и вторичный аппаратъ въ кровеносной системѣ, а, описавъ первичное состояніе кровеносной системы, говорить объ ея дальнѣйшемъ осложненіи.



Однако это замѣчаніе, касающееся лишь мало существеннаго обстоятельства, ничуть не умаляетъ значенія выводовъ М. F e r n a n d e z'a.

Я съ своей стороны, основываясь на изученіи пограничныхъ образованій аннелидъ и на общемъ ознакомленіи съ тканью основного вещества, пришелъ ко взгляду на кровеносную систему, почти тождественному съ теоретическими выводами М. F e r n a n d e z'a

Впервые кровеносная система появляется у Nemertini, и причину ея появленія мы должны искать въ тѣхъ чертахъ организаціи, которыя отличаютъ эту и выше стоящія группы отъ формъ, ниже организованныхъ. Мнѣ кажется, что такой причиной должна быть признана кефализація, т. е. образованіе на счетъ предротового отдѣла тѣла особой головной лопасти, несущей спеціализированные органы чувствъ и соотвѣтствующіе нервныя центры—надглоточную гангліозную массу. У турбеллярій мы уже видимъ начало этого процесса, а именно: органы чувствъ и соотвѣтствующіе гангліи центральной нервной системы локализируются въ передней части тѣла, но положеніе ротового отверстія въ этой группѣ крайне варьируетъ, хотя преобладаетъ нахожденіе его близъ середины брюшной поверхности или даже ближе къ заднему концу тѣла. Въ соотвѣтствіи съ этимъ нѣтъ еще обособленія головной лопасти, а кишечникъ, своими энтодермальными, усваивающими пищу частями заходя въ передній конецъ тѣла, можетъ непосредственно доставлять питательный матеріалъ располагающимся здѣсь органамъ. Иначе обстоитъ дѣло у немертинъ и прочихъ выше стоящихъ группъ. Ротовое отверстіе располагается здѣсь на границѣ головной лопасти и туловищнаго отдѣла, и энтодермальные участки кишечника не заходятъ въ головную лопасть, начинаясь обыкновенно еще на нѣкоторомъ разстояніи за ротовымъ отверстіемъ. Такимъ образомъ головная лопасть, заключающая важнѣйшіе органы нервной системы, оказывается въ крайне неблагоприятныхъ условіяхъ въ смыслѣ питанія, и это вызываетъ образованіе зачатковъ кровеносной системы, какъ системы проводящей питательныя вещества отъ мѣста ихъ выработки къ органамъ въ нихъ нуждающимся.

По даннымъ О. B ü r g e r'a (1895, стр. 471), „die Höhle (der Blutgefäße) nur dadurch entsteht, daß die Gallerte des *Pilidium* theilweise flüssig wird“. Этотъ фактъ стоитъ въ полномъ соотвѣтствіи съ тѣмъ, что кровь относится къ группѣ соединительныхъ тканей какъ соединительная тканьъ съ разжиженнымъ основнымъ веществомъ. И изъ него, мнѣ кажется, мы можемъ съ полнымъ основаніемъ сдѣлать выводъ, что стѣнки кровеносныхъ сосудовъ должны были быть образованными той же „соединительной“ тканью лишь неразжиженной. Это именно мы имѣемъ у *Nemertini*, гдѣ эндотелій сосудовъ безусловно относится къ псевдоэпителіямъ. Однако, быть можетъ, правильнѣе сказать, что здѣсь обособленной стѣнки кровеносные сосуды не имѣютъ, являясь лишь каналообразными участками ткани основного вещества, и для нихъ характерна именно полость съ содержащейся въ ней жидкостью крови.

Съ развитіемъ целома у выше организованныхъ формъ, въ частности у *Annelides*, необходимость въ системѣ проводящей питательныя вещества отъ мѣста ихъ выработки, т. е. отъ энтодермального, усваивающаго отдѣла кишечника, къ органамъ далеко отъ него расположеннымъ, какъ напр. органы головной лопасти, ничуть не утратилась. Напротивъ, метамерный целомъ долженъ былъ способствовать усовершенствованію въ значительной мѣрѣ неметамерной системы кровеносныхъ сосудовъ, какъ настоящихъ разносителей питающихъ веществъ во всѣ уголки тѣла. Къ этому присоединилось и то обстоятельство, что кровеносная система благодаря сильному развитію приобрѣла у *Annelides* важную функцію газоваго обмѣна. Такимъ образомъ развитіе целома. ничуть не уменьшивъ значеніе кровеносной системы, поставило образованіе кровеносныхъ сосудовъ лишь на опредѣленные продольные и поперечные пути, такъ сказать, замкнуло ихъ въ опредѣленные рамки. Этотъ фактъ въ полной мѣрѣ уже былъ оттъненъ Э. Мейеромъ (1893) и А. Лангомъ (1903). Послѣдній авторъ въ своей трофоцель-теоріи даже черезчуръ преувеличилъ значеніе целотелія, признавъ въ немъ единственно важный компонентъ стѣнки сосудовъ и только съ нимъ связавъ распространеніе и ходъ этихъ послѣднихъ, тогда какъ на основаніи новѣйшихъ изслѣдованій, напр., L. Z ü r c h e r'a (1909), K. F u c h s'a (1907, стр. 470), а

также моих кровеносная система аннелидъ представляет систему полостей въ пограничныхъ образованіяхъ этихъ животныхъ, и единственно распространеніе указанныхъ образованій обуславливаетъ въ концѣ концовъ и нахожденіе кровеносныхъ сосудовъ въ тѣлѣ. Съ такимъ лишь представленіемъ объяснимъ, напр., ходъ капиллярныхъ сосудовъ въ эктодермальномъ эпителии жабръ. Расположеніе-же сосудовъ между целотеліальными слоями или между целотеліемъ и энтодермальнымъ эпителиемъ кишки, что является главнымъ моментомъ въ теоретическихъ соображеніяхъ А. Lang'a (1903), оказывается обусловлено только нахожденіемъ въ этихъ мѣстахъ пограничныхъ перепонокъ, но съ целомическими образованіями кровеносные сосуды обнаруживаютъ близкія отношенія лишь въ своихъ отдѣлахъ, прилежащихъ къ целому или расположенныхъ въ немъ.

Слѣдуетъ отмѣтить еще, что мною (1905) было описано существованіе настоящаго эндотелія въ брюшномъ и комиссуральныхъ сосудахъ Nigridinea. Однако этотъ фактъ, ждущій новыхъ, тщательныхъ изслѣдованій для своего объясненія, не стоитъ въ непримиримомъ противорѣчій съ нашими теоретическими выводами, а именно: какъ околовишечный кровеносный синаусъ, такъ и спинной сосудъ этихъ формъ имѣютъ стѣнки, образованныя типичнымъ слоемъ ткани основного вещества. Слѣдовательно, лишь часть кровеносной системы Nigridinea, и притомъ менѣе существенная, подверглась у этихъ формъ морфологическому измѣненію, приведшему къ образованію эндотелія, въ которомъ видѣтъ псевдо-эпителий, какъ это имѣетъ мѣсто во всѣхъ прочихъ случаяхъ у Annelides, мы не имѣемъ достаточныхъ основаній. М. Fernandez (1905) рассматриваетъ кровеносную систему Enteropneusta и Vertebrata подъ угломъ своихъ теоретическихъ соображеній, но я не буду касаться какихъ-либо другихъ группъ животныхъ кромѣ уже разобранныхъ, а скажу лишь еще нѣсколько словъ относительно бластоцѣля. По этому поводу А. Lang совершенно опредѣленно говоритъ (1903, стр. 193): „Für die Annahme, dass das Blutgefässsystem phylogenetisch ein Ueberrest des Blastocöls sei, liegen weder vergleichend-anatomische noch hinreichende vergleichend-ontogenetische Gründe vor“. Дѣйствительно, относительно кровеносной системы немертинъ и аннелидъ нѣтъ основаній гово-

рять о происхожденіи ея въ связи съ бластоцѣлемъ. Эта точка зрѣнія въ филогенетическомъ отношеніи мнѣ кажется единственно допустимой, такъ какъ ни у Coelenterata, ни у Turbellaria не существуетъ въ ткани основного вещества полостей, которыя являлись-бы остатками бластоцѣля. Наконецъ, и само повятіе о бластоцѣлѣ требуетъ выясненія съ морфологической стороны, а именно: слѣдуетъ опредѣлить, какія отношенія существуютъ между нимъ и неклѣточной тканью основного вещества. Возможно, что бластоцель является въ концѣ концовъ ограниченнымъ лишь неклѣточной тканью основного вещества, и въ такомъ случаѣ, конечно, возможна связь между нимъ и кровеносной системой. Однако существующія данныя не даютъ намъ рѣшительно никакихъ указаній на подобныя соотношенія у немертинъ и аннелидъ.

Итакъ, возвращаясь къ нашимъ теоретическимъ соображеніямъ, приведшимъ къ разсмотрѣнію вопроса о происхожденіи кровеносной системы, мы безъ сомнѣнія имѣемъ полное право утверждать: какъ клѣточные зародышевые пласты,—эктодерма, энтодерма и целомическая мезодерма даютъ начало опредѣленнымъ клѣточнымъ органамъ и ихъ системамъ, такъ и парабласть производитъ двѣ системы органовъ, а именно: 1, органы связи и опоры, 2, кровеносную систему.

Единство ткани, образующей органы связи и опоры и кровеносную систему, обращало на себя вниманіе нѣкоторыхъ изслѣдователей уже давно. Это обстоятельство ставилось въ связь съ единствомъ ихъ происхожденія и развитія и привело къ интереснымъ взглядамъ W. His'a (1868) и W. Waldeyer'a (1883). Первый изъ названныхъ изслѣдователей говоритъ (стр. 38): „Aus der Keimscheibe entwickelt sich das gesamte Nervengewebe, das Gewebe der quergestreiften und der glatten Muskeln, sowie dasjenige der (ächten) Epithelien und der Drüsen. Aus den Elementen des weissen Dotters geht das Blut hervor und die Gewebe der Bindesubstanz. Wir können jene erste Anlage als Hauptkeim oder Archiblast von der letzteren dem Nebenkeim oder Parablast unterscheiden... Anatomisch und physiologisch bildet jede der beiden grossen Gewebs-Gruppen ein Ganzes, das demъ Andern scharf sich gegenüberstellt“.

Вѣрно схваченныя отношенія повели однако у W. His'a къ уродливымъ теоретическимъ выводамъ, а именно къ утвержденію, что только архибласть происходитъ отъ яйцевой клѣтки, тогда какъ клѣтки парабласта берутъ начало отъ элементовъ соединительнотканнаго характера, проникающихъ въ зародышъ изъ организма матери. Эта идея, какъ совершенно несоотвѣтствующая фактамъ, была, конечно, обречена въ наукѣ на гибель со дня ея рожденія, но представленіе о парабластѣ, какъ общемъ зачаткѣ тканей органовъ опоры и связи и кровеносной системы, было правильно, а потому и жизнеспособно. „Ich stimme.... mit His in einer Hauptsache, in der Unterscheidung der archiblastischen von den parablastischen Geweben, überein. Auch darüber, welche von den definitiven Geweben des Körpers wir zu den archiblastischen, welche zu den parablastischen zählen sollen, herrscht kein namhafter Zweispalt“—такъ говоритъ по этому поводу W. Waldeyer (1883, стр. 48). Но этотъ авторъ уже не ищетъ источника парабласта внѣ яйцевой клѣтки—какъ архибластическія такъ и парабластическія ткани происходятъ отъ этой клѣтки; разница въ другомъ, а именно: обычное дробленіе даетъ начало архибласту, тогда какъ парабласть происходитъ позже на счетъ дѣленія бластомеръ, задерживающихся сначала въ своемъ дробленіи. Однако и это „вторичное“ дробленіе W. Waldeyer'a не выдерживало критики, такъ какъ не подтверждалось фактами.

Такимъ образомъ правильно подмѣченные гистологическія и гистогенетическія отношенія не находили себѣ правильного теоретическаго объясненія. Я могу сказать больше, неудачныя попытки W. His'a и W. Waldeyer'a въ значительной мѣрѣ дискредитировали понятіе о парабластѣ. Основываясь на своихъ изслѣдованіяхъ, я долженъ былъ снова подойти къ тѣмъ же фактамъ, передъ которыми стояли W. His и W. Waldeyer, но подойти съ другой стороны и разсматривать въ иномъ освѣщеніи, почему и выводы, конечно, должны рѣзко разниться. Однако мнѣнать изъ за этого самый терминъ—парабласть—я не нахожу возможнымъ, напротивъ мнѣ кажется правильнымъ его сохранить, отмѣчая этимъ извѣстную общность и историческую связь идей.

Изложенныя выше мои теоретическія соображенія не могут претендовать на полноту и обоснованность строго выдержанной научной теоріи, но смѣю думать, что какъ рабочая гипотеза они могут освѣтить многіе факты и намѣтить вопросы, въ разрѣшенію которыхъ необходимы новыя изслѣдованія. Какъ на одинъ изъ такихъ вопросовъ мнѣ хотѣлось-бы указать на отношеніе неклѣточной ткани основного вещества къ кутикулярнымъ образованіямъ. Въ своемъ мѣстѣ (стр. 117) я отмѣтилъ, что гомологія ихъ нѣкоторыми авторами (напр. W. Biedermann, 1903, F. Studnicka, 1911) признавалась и признается, и съ точки зрѣнія, развиваемой мной относительно неклѣточной ткани основного вещества и парабласта, она несомнѣнна. Однако вдаваться глубже въ этотъ вопросъ въ настоящее время я не имѣю возможности.

Итакъ, въ надеждѣ, что будущія изслѣдованія укрѣпятъ и расширятъ мои теоретическія соображенія, я заканчиваю свою работу необходимымъ указаніемъ, что, конечно, многими изслѣдователями высказывались подобные взгляды, и, гдѣ могъ, я отмѣтилъ это—всякій вопросъ имѣетъ свою исторію—но ввидѣ общей гипотезы мнѣ не приходилось встрѣчать въ научной лигатурѣ подобной концепціи.

Считаю пріятнымъ долгомъ выразить свою глубокую благодарность Физико-Математическому Факультету Казанскаго Университета, по ходатайству котораго я былъ командированъ Министерствомъ Народнаго Просвѣщенія за границу съ 1907 по 1909 годъ и на средства котораго я сдѣлалъ лѣтомъ 1911 года поѣздку на Мурманскую Біологическую Станцію. Затѣмъ я обязанъ выразить свою искреннюю признательность персоналу Зоологической Станціи въ Неаполѣ и Мурманской Біологической Станціи за содѣйствіе моимъ изслѣдованіямъ, а также Обществу Естествоиспытателей при Казанскомъ Университетѣ за напечатанье этой работы. Наконецъ, мое сердечное спасибо С. И. Тимофееву, любезно дававшему мнѣ для просмотра свои препараты по Eunicidae, и М. Зотину, предоставившему въ мое распоряженіе свои изслѣдованія пограничныхъ образованій у *Eisenia nordenskjoldi*.

---

## Перечень приведенной литературы.

- A p á t h y, S., 1897, Das leitende Element des Nervensystems und seine topographischen Beziehungen zu den Zellen, in: Mitth. Zool. Stat. Neapel, Vol. 12.
- A s h w o r t h, J. H., и G a m b l e, F. W., 1900., The Anatomy and Classification of the Arenicolidae, with some Observations on their Postlarval Stages, in: Quart. J. Micr. Sc., Vol. 43.
- A s h w o r t h, J. H., 1902, The Anatomy of Scalibregma inflatum Rathke, ibid., Vol. 45.
- A t t e m s, C. G., 1902, Beiträge zur Anatomie und Histologie von Scololepis fuliginosa Clp., in: Arb. Z. Inst. Wien, Vol. 14.
- B e r g h, R. S., 1894, Vorlesungen über die Zelle und die einfachen Gewebe des thierischen Körpers, Wiesbaden.
- 1900, Beiträge zur vergleichenden Histologie. II. Ueber den Bau der Gefäße bei den Anneliden, in: Anat. Hefte, 1. Abth., V. 15.
- 1902, Gedanken über den Ursprung der wichtigsten geweblichen Bestandteile des Blutgefäßsystems, in: Anat. Anz., Vol. 20.
- B i e d e r m a n n, W., 1903, Geformte Secrete, in: Z. Allg. Phys. Jena, Vol. 2.
- B ö h m, R., 1878, Helgolander Leptomedusen, in: Jena. Z., Vol. 12.



- B ö h m i g**, L., 1890, Untersuchungen über rhabdocoele Turbellarien. 2. Plagiostomina und Cylindrostomina Graff., in: Z. wiss. Zool., Vol. 51.  
1898, Beiträge zur Anatomie und Histologie der Nemertinen, *ibid.*, Vol. 64.  
1906, Tricladenstudien. 1. Tricladida maricola, *ibid.*, Vol. 81.
- B o u r n e**, A. G., 1884, Contributions to the Anatomy of the Hirudinea, in: Quart. J. Micr. Sc., Vol. 24.
- B r ü c k**, A., 1913, Ueber die Muskelstruktur und ihre Entstehung, sowie über die Verbindung der Muskeln mit der Schale bei den Muscheln, in: Zool. Anz., Vol. 42.
- B ü r g e r**, O., 1895, Die Nemertinen des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeres-Abschnitte, in: Fauna Flora Golf. Neapel, Vol. 22.  
1897, Nemertini (Schnurwürmer), in: Bronn, Class. Ordn., Vol. 4 Suppl.
- B ü t s c h l i**, O., 1883, Ueber eine Hypothese bezüglich der phylogenetischen Herleitung des Blutgefäßapparates eines Theils der Metazoen, in: Morph. Jahrb., Vol. 8.
- C h i c h k o f f**, G. (Шичковъ Г.), 1892, Recherches sur les Dendrocoels d'eau douce (Triclades), in: Arch. Biol., Vol. 12.
- C h u n**, C., 1897, Coelenterata (Hohlthiere), in: Bronn, Class. Ordn., Vol. 2. Abth. 2., Lief. 17.
- C l a p a r è d e**, E., 1864, Glanures zootomiques parmi les Annélides de Port—Vendres, Genève.  
1869, Les Annélides Chétopodes du Golfe de Naples.
- C l a r k**, J., 1881, Lucernariae and their allies, in: Smithson. Contribut. knowl., Vol. 23.
- C l a u s**, C., 1860, Ueber Physophora hydrostatica nebst Bemerkungen über andere Siphonophoren, in: Z. wiss. Zool., Vol. 10.

- 1878, 1, Studien über Polypen und Quallen der Adria, in: Denkschrift. Akad. Naturwiss. Wien, Math. Nat. Cl., Vol. 38.
- 1878, 2, Ueber Charybdea marsupialis, in: Arb. Zool. Inst. Wien, Vol. 1.
- 1880, Grundzüge der Zoologie, 4. Aufl., Vol. 1, Marburg.
- 1883, Untersuchungen über die Organisation und Entwicklung der Medusen, Leipzig.
- 1892, Ueber die Entwicklung des Scyphostoma von Cotylorhiza, Aurelia und Chrysaora, in: Arb. Zool. Inst. Wien, Vol. 10.
- Coe, W.**, 1905, Nemerteans of the West and Northwest Coasts of America, in: Bull. Mus. Harvard Coll., Vol. 47.
- Collett, M.**, 1897, On the structure of Hydractinia echinata, in: Quart. J. Micr. Sc., Vol. 40.
- Cori, C.**, 1892, Ueber Anomalien der Segmentirung bei Anneliden und deren Bedeutung für die Theorie der Metamerie, in: Z. wiss. Zool., Vol. 54.
- Cravens, M., u. Heath, H.**, 1906, The anatomy of a new species of Nectonemertes, in: Zool. Jahrb., Vol. 23, Anat.
- Darbois, J. G.**, 1899, Recherches sur les Aphroditens, in: Thèses de Paris, Lille.
- Delage, Y., u. Hérouard, E.**, 1898, Traité de zoologie concrète, Vol. 8, Paris.
- Dyrsen, A.**, 1912, Zur Kenntniss des feineren Baues des Hämocöls bei einigen Anneliden, in: Jena. Z., Vol. 48.
- Ehlers, E.**, 1864—1868, Die Borstenwürmer, Leipzig.
- Eimer, Th.**, 1878, Die Medusen physiologisch und morphologisch auf ihr Nervensystem untersucht, Tübingen.
- Eisig, H.**, 1887, Monographie der Capitelliden des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeres—Abschnitte, in: Fauna Flora Golf. Neapel, Vol. 16.

- F a u r o t**, L., 1895, Études sur l'anatomie, l'histologie et le développement des Actinies, in: Arch. Zool. expér. Vol. 3 (3. Ser.).
- F a u v e l**, P., 1897, Recherches sur les Ampharetiens, Annelides Polychètes Sédentaires, Morphologie, Anatomie, Histologie, Physiologie, in: Thèses de Paris, Lille.
- F e r g u s o n**, J. S., 1911, The application of the silver impregnation method of Bielschowsky to reticular and other connective tissues. 1. The mature tissues, in: American J. Anat., Vol. 12.
- F e r n a n d e z**, M., 1905, Zur mikroskopischen Anatomie des Blutgefäßsystems der Tunicaten. Nebst Bemerkungen zur Phylogenese des Blutgefäßsystems im allgemeinen, in: Jena. Z., Vol. 39.
- F r i e d e m a n n**, O., 1902, Untersuchungen über die postembryonale Entwicklung von Aurelia aurita, in: Z. wiss. Zool., Vol. 71.
- F u c h s**, K., 1907, Die Topographie des Blutgefäßsystems der Chätopoden, in: Jena. Z., Vol. 42.
- F u h r m a n n**, O., 1898, Nouveaux Rhabdocoelides marins de la baie de Concarneau, in: Arch. anat. micr. Paris, Vol. 1.
- G a m b l e**, F. W., u. **A s h w o r t h**, J. H., 1900, The Anatomy and Classification of the Arenicolidae, with some Observations on their Postlarval Stages, in: Quart. J. Micr. Sc., Vol. 43.
- G e g e n b a u r**, C., 1898, Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere, Leipzig.
- G o e t t e**, A., 1897, Einiges über die Entwicklung der Scyphopolypen, in: Z. wiss. Zool., Vol. 63.
- G r a f f**, L., 1899, Monographie der Turbellarien. II. Tricladida terricola, Leipzig.  
1904—1908, Turbellaria, in: Bronn, Klass. Ordn., Vol. 4.

- G r a v i e r**, Ch., 1904, Recherches sur un Cérianthaire pélagique du Golfe de Californie (*Dactylactis benedeni*, n. sp.), in: *Ann. Sc. nat., Zool.*, Vol. 20.
- G r o b b e n**, K., 1911, Die Bindesubstanz von *Argulus*, in: *Arb. Zool. Inst. Wien*, Vol. 19.
- G r ö n b e r g**, G., 1897, Beiträge zur Kenntniss der Gattung *Tubularia*, in: *Zool. Jahrb., Anat.*
- G r u b e**, A. E., 1838, Zur Anatomie und Physiologie der Kiemenwürmer, Königsberg.
- G ü n t e r**, K., 1912, Beiträge zur Systematik der Gattung *Flabelligera* und Studien über den Bau von *Flabelligera* (*Siphonostoma*) *diplochaitus* Otto, in: *Jena. Z.*, Vol. 48.
- G ü n t e r**, R. F., 1903, On the structure and affinities of *Mnestra* parasites Krohn; with a revision of the classification of the *Cladonemidae*, in: *Mitth. Zool. St. Neapel*, Vol. 16.
- H a c h l o v**, L. (Г а х л о в ъ Л.), 1910, Die Körperwand von *Hirudo medicinalis*, nebst einigen Bemerkungen über die Bayerschen Organe von *Clepsine sexoculata*, in: *Zool. Jahrb., Anat.*
- H a e c k e l**, E., 1866, Die Familie der Rüsselquallen, in: *Jena. Z.*, Vol. 2.
- 1874, Die *Gastrea*—Theorie, die phylogenetische Classification des Thierreichs und die Homologie der Keimblätter, in: *Jena. Z.*, Vol. 8.
- 1881, Monographie der Medusen, Vol. 2, H. 2, Der Organismus der Medusen, Jena.
- 1884, Ursprung und Entwicklung der thierischen Gewebe. in: *Jena. Z.*, Vol. 18.
- H a l l e z**, P., 1879, Contributions à l'histoire naturelle des Turbellariés, Lille.
- H a m a n n**, O., 1882, Die Mundarme der Rhizostomen und ihre Anhangsorgane, in: *Jena. Z.*, Vol. 15.
- 1882, Der Organismus der Hydroidpolypen, *ibid.*

- H a t s c h e k**, B., 1888, Lehrbuch der Zoologie, Iena.
- H e a t h**, H., u **C r a v e n s**, M., 1906, The anatomy of a new species of *Nectonemertes*, in: Zool. Jahrb., Vol. 23, Anat.
- H e i d e r**, K., u **K o r s c h e l t**, E., 1890, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere, Iena.  
1910, id., Allg. Theil, Lief. 4, Iena.
- H e m p e l m a n n**, F., 1906, Zur Morphologie von *Polygordius lacteus* Schn. und *Polygordius triestinus* Woltereck, nov. spec., in: Z. wiss. Zool., Vol. 84.
- H e r t w i g**, O. u **R.**, 1878, Der Organismus der Medusen und seine Stellung zur Keimblättertheorie, Jena.  
1879, Die Actinien, in: Iena. Z., Vol. 13.  
1881, Die Coelomtheorie, in: Iena. Z., Vol. 15.
- H e r t w i g**, O., 1903, Die Lehre von den Keimblättern, in: Handb. vergl. u. exper. Entwicklungslehre Wirbelthiere, Vol. 1, Iena.
- H i c k s o n**, S. I., 1895, The anatomy of *Alcyonium digitatum*, in: Quart. I. Micr. Sc., Vol. 37.
- H i s**, W., 1868, Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes, Leipzig.
- H o f s t e n**, N., 1907, Studien über Turbellarien aus dem Berner Oberland, in: Z. wiss. Zool., Vol. 85.
- H u b r e c h t**, A., 1887, Report on the Nemertea, in: Rep. Challenger, Vol. 19.
- H y d e**, J., 1894, Entwicklungsgeschichte einiger Scyphomedusen, in: Z. wiss. Zool., Vol. 58.
- I j i m a**, J., 1884, Untersuchungen über den Bau und die Entwicklungsgeschichte der Süßwasser—Dendrocoelen (Tricladen), ibid., Vol. 40.
- I a c o b i**, R., 1883, Anatomisch—histologische Untersuchung der Polydoren der Kieler Bucht, Weissenfels.

- I a n d e r, R., 1897, Die Epithelverhältnisse des Tricladenpharynx, in: Zool. Jahrb., V. 10, Anat.
- I i c k e l i, C., 1883, Der Bau der Hydroidpolypen, in: Morph. Jahrb., Vol. 8.
- I o u r d a n, Et., 1887, 1, Étude anatomique sur le Siphonostoma diplochaetos, Otto, in: Ann. Mus. H. Nat. Marseille, Vol. 3., № 2.
- 1887, 2, Études histologiques sur deux espèces du genre Eunice, in: Ann. Sc. Nat., (7), Vol. 2.
- K a s a k o f f, W. (К а з а ж о в ъ В.), 1912, Zur Frage von dem Bau des Mitteldarmes bei Erinaceus europaeus, in: Anat. Anz., Vol. 41.
- K a s s i a n o w, N. (К а с ѣ я н о в ъ Н.), 1901, Studien über das Nervensystem der Lucernariden, nebst sonstigen histologischen Beobachtungen über diese Gruppe, in: Z. wiss. Zool., Vol. 69.
- 1908, Untersuchungen über das Nervensystem der Alcyonaria, ibid. Vol. 90.
- K e l l e r, C., 1883, Untersuchungen über neue Medusen aus dem Rothen Meere, ibid., Vol. 38.
- K l e i n e n b e r g, N., 1886, Die Entstehung des Annelids aus der Larve von Lopadorhynchus, ibid., Vol. 44.
- K l i n g, O., 1879, Ueber Craterolophus tethys, in: Morph. Jahrb., Vol. 5.
- K o c h, G., 1887, Die Gorgoniden des Golfes von Neapel, in: Fauna Flora Golf. Neapel, Vol. 15.
- K ö l l i k e r, A., 1865, Icones histologicae, Vol. 2, H. 1, Die Binde substanz der Coelenteraten, Leipzig.
- К о р о т н е в ъ, А., 1876, Опыт сравнительнаго изученія Coelenterata. Lucernaria, in: Извѣст. Общ. Любит. Естествозн. Москва, Vol. 18, вып. 3.
- 1880, id. Myriothela, ibid, Vol. 37, № 2.
- K o r s c h e l t, E., и H e i d e r, K., 1890, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere, Iena.

- 1910, id., Allg. Theil, Lief. 4, Iena.
- Kowalevsky, A. (Ковалевскій А.), 1900, Etude biologique de l'*Haementeria costata* Müller, in: Mém. Acad. Sc. St. Petersbourg, Cl. phys. — math., Vol. 11, № 1.
- Kowalevsky, A., и Marion, A. F., 1883, Documents pour l'histoire embryogénique des Alcyonaires, in: Ann. Mus. H. Nat. Marseille, Vol. 1.
- Krsmanović, K., 1898, Beiträge zur Anatomie der Landplanarien, in: Z. wiss. Zool., Vol. 65.
- Kühn, A., 1913, Entwicklungsgeschichte und Verwandtschaftsbeziehungen der Hydrozoen, in: Ergebn. Fortschr. Zool., Vol. 4.
- Lang, A., 1884, Die Polycladen des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte, in: Fauna Flora Golf. Neapel, Vol. 11.
- 1903 (1904), Beiträge zu einer Trophocöltheorie, in: Jena. Z., Vol. 38.
- 1912, Handbuch der Morphologie der wirbellosen Tiere, Vol. 2, Lief. 1, Jena.
- Lankester, E. Ray, 1880, On the connective and vasifactive tissue of the medicinal leech, in: Quart. J. Micr. Sc., Vol. 20.
- Lee, E., 1912, Beiträge zur Kenntnis der Serpuliden, speziell ihres Blutgefäßsystems, in: Iena. Z., Vol. 48.
- Lendenfeld, R., 1882, Ueber Coelenteraten der Südsee, I, in: Z. wiss. Zool., Vol. 37.
- 1883, id., III и IV, ibid., Vol. 38.
- 1888, id., VII, ibid., Vol. 47.
- Leuckart, R., 1894, Die Parasiten des Menschen, Vol. 1, Lief. 5, Leipzig.
- Levi, G., 1907, Della colorazione elettiva del connettivo col metodo Bielschowsky, in: Monit. Zool. Ital., Ig. 18.



- L e y d i g, F., 1854, Einige Bemerkungen über den Bau der Hydren, in: Müller Arch. Anat., Ig. 1854.  
1864, Vom Bau des thierischen Körpers, Tübingen.  
1889, Ueber Argulus foliaceus, in: Arch. mikr. Anat., Vol. 33.
- L i p i n, A. (Липинъ А.), 1911, Die Morphologie und Biologie von Polypodium hydriforme Uss., in: Zool. Jahrb., Vol. 31, Anat.
- Л и в а н о в ъ, Н., 1905, Acanthobdella peledina Grube, 1851, in: Уч. Записки Унив. Казань.  
1910, Отчетъ о заграничной командировкѣ, ibid.
- М а а s, O., 1892, Ueber Bau und Entwicklung der Cnuriencnospkn, in: Zool. Jahrb, Vol. 5, Anat.  
1893, Die Craspedoten Medusen, in: Ergeb. Plankton Exp., Vol. 2.  
1897, Die Medusen, XXI Report Explor. Albatross, in: Mem. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll., Vol. 23, № 1.  
1909, Die Scyphomedusen, in: Ergebn. Fortschr. Zool., Vol. 1.  
1912, Coelenterata, in: Handwörterb. Naturw. Iena, Vol. 2.
- M a r i o n, A. F., и K o w a l e v s k y, A., 1883, Documents pour l'histoire embryogénique des Alcyonaires, in: Ann. Mus. H. Nat. Marseille, Vol. 1.
- M a t t h i e s e n, E., 1904, Ein Beitrag zur Embryologie des Süßwasserdendrocoelen, in: Z. wiss. Zool., Vol. 77.
- M c M u r r i c h, I. P., 1890, Contributions on the morphology of the Anthozoa. 1. The structure of Cerianthus americanus, in: I. Morph., Vol. 4.
- M e r k e l, Fr., 1909, Betrachtungen über die Entwicklung des Bindegewebes, in: Anat. Hefte, 1. Abth., Vol. 38.
- M e y e r, E. (Мейеръ Э.), 1886, Zur Anatomie und Histologie von Polyophthalmus pictus, Clp., in: Arch. mikr. Anat., Vol. 21.  
1890, Die Abstammung der Anneliden, in: Biol. Ctrbl., Vol. 10.

- 1898, Изслѣдованія надъ развитіемъ кольчатыхъ червей, in: Труды Общ. Естествоисп. Казань, Vol. 31.
- Micoletzky, H., 1907, Zur Kenntniss des Nerven—und Excretionsystems einiger Süßwassertricliden nebst andern Beiträgen zur Anatomie von *Planaria alpina*, in: Z. wiss. Zool., Vol. 87.
- Montgomery, Th., 1897, On the connective tissues and body cavities of the Nemerteans, in: Zool. Jahrb., Vol. 10, Anat.
- Morgan, H., 1892, Spiral modification of Metamerism, in: I. Morph., Vol. 7.
- Müller, Fr., 1859, Polypen und Quallen von Santa Catharina, in: Arch. Naturg., Ig. 25., Vol. 1.
- Niedermeyer, A., 1911, Studien über den Bau von *Pteroides griseum* (Bohadsch), in: Arb. Zool. Inst. Wien, Vol. 19.
- Ogneff, I. (Огневъ И.), 1899, Prof. Gilson's „Cellules musculoglandulaires“, in: Biol. Ctrbl., Vol. 19.
- Paton, S., 1907, The Reactions of the Vertebrate Embryo to Stimulation and the Associated Changes in the Nervous System, in: Mitth. Zool. St. Neapel, Vol. 18.
- Pauly, R., 1902, Untersuchungen über den Bau und die Lebensweise der *Cordylophora lacustris* Allman, in: Iena. Z., Vol. 36.
- Pax, F., 1910, Studien an westindischen Actinien, in: Zool. Jahrb., Suppl. 11.
- Polowzow, W. (Половцова В.), 1903, Ueber contractile Fasern in einer Flimmerepithelart und ihre funktionelle Bedeutung, in: Arch. mikr. Anat., Vol. 63.
- Pratt, Ed., 1905, The Digestive Organs of the Alcyonaria and their Relation to the Mesogloal Cell Plexus, in: Quart. J. Micr. Sc., Vol. 49.
- Reichert, 1867, Ueber die contractile Substanz (Sarcode, Protoplasma) und ihre Bewegungs—Erscheinungen

bei Polythalamien und einigen anderen niederen Thieren, in: Abhandl. Akad. Berlin, 1866.

Забусовъ, И., 1911, Изслѣдованія по морфологiи и систематикѣ планарiй озера Байкала, in: Труды Общ. Естествоисп. Казань, Vol. 43.

Salensky, W. (Заленскiй В.), 1907, Morphogenetische Studien an Würmern, 2, 3, 4, in: Mém. Acad. Sc. Petersbourg, (8) Vol. 19., № 11.

1912, id, II. Ueber die Morphogenese der Nemertinen, ibid., Vol. 30, № 10.

— 1911, Solmundella und Actinula, ibid, Vol. 30, № 6.

Sanchez, D., 1909, El sistema nervioso de los Hirudineos, in: Trab. Lab. Biol. Madrid, Vol. 7.

Schewiakoff, W. (Шевяковъ В.), 1889, Beiträge zur Kenntniss des Acalephenauges, in: Morph. Jahrb., Vol. 15.

Schiller, I., 1907, Ueber den feineren Bau der Blutgefäße bei den Arenicoliden, in: Iena. Z., Vol. 43.

Schmidt, F. W., 1910, Die Aufhebung der Formalin—Härtung anatomischer und histologischer Präparate und eine darauf basierende neue Methode der differenzierenden Silberfärbung, in: Z. wiss. Mikr., Vol. 27.

Schneider, K., 1890, Histologie von Hydra fusca mit besonderer Berücksichtigung des Nervensystems der Hydropolypen, in: Arch. mikr. Anat., Vol. 35.

1892, Einige histologische Befunde an Coelenteraten, in: Iena. Z., Vol. 27.

1898, Hydroidpolypen von Rovigno, nebst Uebersicht über das System der Hydropolypen im Allgemeinen, in: Zool. Jahrb., Vol. 10. Syst.

1902, Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere, Iena.

Schröder, G., 1886, Anatomisch—histologische Untersuchung von Nereis diversicolor O. Fr. Müller, Rathenow.

- Schultz, E. (Шульцъ E.), 1902, Aus dem Gebiete der Regeneration II. Ueber die Regeneration bei Turbellarien, in: Z. wiss. Zool., Vol. 72.
- Schultze, M., 1856, Ueber den Bau der Gallertscheibe der Medusen, in: Arch. Anat. Physiol., 1856.
- Schulze, F. E., 1871, Ueber den Bau und die Entwicklung von *Cordylophora lacustris* (Allman), Leipzig.
- Scriban, I. A., 1910, Contributions à l'anatomie et à l'histologie des Hirudinées, in: Ann. Sc. Univ. Iassy, Vol. 6.
- Seidl, H., 1911, Beiträge zur Kenntniss centralasiatischer Tricladen, in: Z. wiss. Zool., Vol. 98.
- Snessarow, P. (Снекаревъ П.), 1910, Ueber die Modifizierung der Bielschowskyschen Silbermethode zwecks Darstellung von Bindegewebsfibrillennetzen, in: Anat. Anz., Vol. 36.
- 1912, Demonstration der bindegewebsfibrillären Gebilde, *ibid.*, Vol. 40.
- Soulier, A., 1891, Études sur quelques points de l'anatomie des Annélides tubicoles de la région de Cette, in: Trav. Inst. Montpellier (2), № 2.
- Spengel, I. W., 1881, *Oligognathus Bonelliae*, eine schmarotzende Eunicee, in: Mitth. Zool. St. Neapel, Vol. 3.
- 1893, Enteropneusten, in: Fauna Flora Golf. Neapel, Vol. 18.
- Steche, O., 1911, Hydra und Hydroiden, Leipzig.
- Stechow, E., 1911, Hydroidpolypen der Japanischen Ostküste, in: Abhandl. Akad. München, math.—phys. Cl., 1. Suppl. Bd.
- Steinmann, P., 1909, Untersuchungen an neuen Tricladen, in: Z. wiss. Zool., Vol. 93.
- Sterling, S., 1909, Das Blutgefäßssystem der Oligochaeten, in: Iena. Z., Vol. 44.

- Stoppenbrink, F., 1905, Der Einfluss der herabgesetzten Ernährung auf den histologischen Bau der Süsswassertricladen, in: Z. wiss. Zool., Vol. 79.
- Studnicka, F. K., 1911, Das Gewebe des Chorda dorsalis und die Klassifikation der sogenannten „Stützgewebe“, in: Anat. Anz., Vol. 38.
- Sukatschhoff, B. W. (Сукачевъ Б. В.), 1912, Beiträge zur Anatomie der Hirudineen. 1. Ueber den Bau von Branchellion torpedinis Sav., in: Mitth. Zool. St. Neapel, Vol. 20.
- Тимофеевъ; С. И., 1910, Къ морфологиѣ Eunice harassii Aud.—Mn. Edw. и Marphysa sanguinea Montagu, in: Уч. Записки Унив. Казань.
- Тихомировъ, А. 1887, Къ исторіи развитія гидридовъ, in: Извѣст. Общ. Любит. Естествозн. Москва, Vol. 50, вып. 2, прилож. 1.
- Ude, I., 1908, Beiträge zur Anatomie und Histologie der Süsswassertricladen, in: Z. wiss. Zool., Vol. 89.
- Vanhöffen, E., 1892, Die Akalephen der Plankton—Expedition, in: Ergeb. Plankton Exp., Vol. 2.
- Vejdovsky, F., 1905, Zur Hämocöltheorie, in: Z. wiss. Zool., Vol. 82.
- Waldayer, W., 1883, Archiblast und Parablast, in: Arch. mikr. Anat., Vol. 22.
- 1901, Kittsubstanz und Grundsubstanz, Epithel und Endothel, ibid., Vol. 57.
- Wege, W., 1911, Morphologische und experimentelle Studien an Asellus aquaticus, in: Zool. Jahrb., Vol. 30; Allg.
- Weiss, A., 1910, Beiträge zur Kenntniss der australischen Turbellarien. I. Tricladen, in: Z. wiss. Zool., Vol. 94.
- Weissmann, A., 1883, Die Entstehung der Sexualzellen bei Hydromedusen, Iena.
- Wendt, A., 1888, Ueber den Bau von Gunda ulvae (Planaria ulvae Oersted), in: Arch. Naturg., Jg. 51, Vol. 1.

- Wietrzykowski, W., 1912, Recherches sur le développement des Lucernaires, in: Arch. Zool. expér., Vol. 10 (5. Ser.).
- Wijnhoff, G., 1910, Die Gattung Cephalothrix und ihre Bedeutung für die Systematik der Nemertinen, in: Zool. Jahrb., Vol. 30, Anat.
- Wilhelmi, I., Tricladen, in: Fauna Flora Golf. Neapel, Vol. 32.
- Woodworth, W., 1891, Contributions to the morphology of Turbellaria. On the Structure of Phagocata gracilis, Leidy, in: Bull. Mus. Harvard Coll., Vol. 21, № 1.
- Zürcher, L., 1909, Histologie der Körper—und Darmmuskulatur und des Hämocöls von Owenia, in: Iena. Z., Vol. 45.
-

## Объясненіе рисунковъ.

Всѣ рисунки представляютъ изъ себя микрофотографіи съ препаратовъ, обработанныхъ по методу Бельшовскаго въ модификаціи S. Raton'a, исключая рис. 58 и 59 (Таб. 5), которые микрофотографированы съ препаратовъ, фиксированныхъ въ сулемѣ съ уксусной кисл. и окрашенныхъ борнымъ карминомъ—индигокарминомъ. Микрофотографіи дѣлались при длинѣ тубуса микроскопа въ 170 и при растяженіи мѣха 41—24, или при вдвинутомъ тубусѣ и растяженіи мѣха 38—22 (последній случай всегда отмѣчается при объясненіи соотвѣтств. рисунка).

### *Значеніе буквъ въ рисункахъ*

am ампула кровеноснаго сосуда,  
bg кровеносный сосудъ,  
bk брюшная цѣпочка,  
bkm подвѣсочная перепонка брюшной цѣпочки,  
br жабра,  
bs щетинковый мѣшокъ со щетинками,  
с целомъ,  
cf целотеліальныя волокна,  
cg целотеліальная тканьъ,  
ск целомическіе каналы (покровнаго эпителія, брюшной цѣпочки и надглоточной гангліозной массы),  
cs целотеліальные элементы ввидѣ тяжей,  
ct целотелій,  
cu кутикула,  
der эпителій кишечника,  
dg спинной кровеносный сосудъ,  
dgm субэпителіальная пограничная перепонка кишечника,  
dim діагональныя мышцы,



- dm спинной мезентерій,  
dn нервы спинного сосуда,  
dr железы,  
dsp дассециментъ,  
dvm дорзовентральныя мышцы,  
egm субэпителиальная перепонка покровнаго эпителія и его  
производныхъ (egm<sup>1</sup>—брюшной цѣпочки),  
ep покровный эпителій,  
gf пограничныя волокна,  
gl пограничныя пластинки,  
gm пограничныя перепонки,  
gs тяжи субмускулярной пограничной перепонки у брюш-  
ной цѣпочки,  
gs<sup>1</sup> пограничныя тяжи кольцевой мускулатуры,  
kl клапаны кровеносныхъ сосудовъ,  
lm продольныя мышцы,  
mdg мышцы спинного кровеноснаго сосуда,  
mf пучки мышечныхъ волоконъ,  
mgm субмускулярная пограничная перепонка,  
mn моторный кольцевой нервъ,  
mvg мышцы брюшнаго кровеноснаго сосуда,  
ns нефридіальный мѣшокъ,  
nt воронка нефридія,  
og надглоточная гангліозная масса,  
per псевдоэпителій,  
ps періэзофагеальная септа,  
rgm пограничныя перепонки слоя кольцевыхъ мышцъ,  
gm кольцевыя мышечныя пучки,  
gms целомъ слоя кольцевыхъ мышцъ,  
sm косыя мышечныя пучки,  
sn сензитивный нервъ сомита,  
vg брюшной кровеносный сосудъ,  
vm брюшной мезентерій.
- ~~~~~

## Таб. 1.

### *Notocirrus geniculatus.*

Рис. 1. Поп. р. Покровный эпителий (ep), по отношенію въ которому срѣзь прошелъ тангентально, такъ что видна въ плоскости субэпителиальная пограничная перепонка (egm). Seibert, Homog. Jmmers. 2 mm., Ос. perisk. 1.

Рис. 2. Поп. р. Субэпителиальная пограничная перепонка (egm) въ головной лопасти. Перепонка видна въ плоскости между двумя впячиваніями покровнаго эпителия (ep).—id.

Рис. 3. Поп. р. Субэпителиальная пограничная перепонка на надглоточной ганглиозной массѣ.—id.

Рис. 4. Поп. р. Брюшная цѣпочка (bk), покрытая субэпителиальной пограничной перепонкой (sgm<sup>1</sup>), продолжающейся на подвѣску (bkm) и переходящей далѣе подъ покровный эпителий (ep). Съ боковъ продольныя мышечныя ленты (lm), на которыхъ видна субмускулярная пограничная перепонка (mgm); сверху мышцы при рѣзаніи отодвинуты отъ перепонки. Къ брюшной цѣпочкѣ съ одной стороны подходит пучекъ косыхъ мышцъ (sm), съ другой видны два кровеносныхъ сосуда, стоящіе въ связи съ надрѣзаннымъ уже диссепиментомъ. Сверху часть средней кишки (der) съ ея субэпителиальной пограничной перепонкой (dgm); между кишкой и брюшной цѣпочкой два пучка мышцъ (mf), а по срединѣ брюшной мезентерій (vm) съ брюшнымъ кровеноснымъ сосудомъ (vg) и двумя симметричными полукольцевыми мышечными пучками (mvg) у этого послѣдняго. Об. 3, id.

Рис. 5. Поп. р. Брюшная цѣпочка (bk) съ ея пограничной перепонкой (egm<sup>1</sup>), переходящей далѣе на подвѣску (bkm). Съ боковъ видны субмускулярныя перепонки (mgm),

но продольные мышечные пучки на препаратѣ сдвинуты и на микрофотографию не попали. Утолщенные части (gs) этихъ перепонокъ ясно видны. Съ одной стороны косой мышечный пучекъ (sm) съ пограничными волокнами (gf) въ немъ отъ субэпителиальной пограничной перепонки брюшной цѣпочки. Такія же волокна видны въ пучкахъ мышцъ (mf), направляющихся къ кишечнику. Вентральный мезентерій (vm) съ брюшнымъ кровеноснымъ сосудомъ (vg) и пучки полукольцевыхъ мышцъ этого послѣдняго (mvg).—id.

Рис. 6. Поп. р. То-же что и на рис. 5, но видны кольцевые (gm) и продольные (lm) мышечные пучки, отсутствуют пучки идущіе къ кишкѣ и располагающіеся у брюшного сосуда (vg).—id.

Рис. 7. Поп. р. Слой кольцевыхъ мышцъ (gm), съ одной стороны отъ котораго продольная мускулатура (lm) съ проникающими въ неё пограничными волокнами (gf) отъ субмускулярной пограничной перепонки (mgm), съ другой базальная часть покровнаго эпителія (ep) съ чувствительнымъ нервомъ (sn), располагающаяся на субэпителиальной перепонкѣ (egm). Слой кольцевыхъ мышцъ содержитъ пограничныя пластинки (gl), идущія отъ субэпителиальной перепонки къ субмускулярной, и пограничныя тяжи (gs<sup>1</sup>) съ неправильнымъ зигзагообразнымъ ходомъ.—Об. 5, id.

Рис. 8. Поп. р. То-же самое, но виденъ весь покровный эпителій (ep), несодержащій нервовъ въ этомъ мѣстѣ. Въ кольцевыхъ мышцахъ (gm) часть пограничной перепонки (rgm), идущей въ кольцевомъ направленіи и представляющей какъ *membr. fenestrata*.—id.

Рис. 9. Поп. р. id. съ большими отверстіями.—id.

Рис. 10. Сагит. р. Целомъ слоя кольцевыхъ мышцъ (gms), съ одной стороны отъ котораго продольныя мышцы (lm), прикрыты субмускулярной пограничной перепонкой (mgm), съ другой кольцевыя мышцы (gm), расположенныя подъ тонкимъ слоемъ целотеліальной ткани (cg). Виденъ кровеносный сосудъ (bg) на подвѣскѣ, прикрѣпляющейся къ субэпителиальной перепонкѣ покрова (egm). Сверху диссепиментъ (dsp) и соответствующая борозда покровнаго эпителія, подъ которой субэпителиальная и субмускулярная перепонки представлены одной пластинкой.—id.

Рис. 11. Сагит. р. То-же самое, что на предыдущемъ рис., но целомъ заполненъ тканью (cg) волокнистаго характера. Съ краю виденъ покровный эпителий въ его базальной части.—id.

## Таб. 2.

### *Notocirrus geniculatus.*

Рис. 12. Поп. р. Брюшная продольная мышечная лента (lm) и ея субмускулярная пограничная перепонка (mgm), проксимально отсутствующая. Латерально начало диссепимента (dsp). Брюшная цѣпочка (bk), покрытая субэпителиальной перепонкой (egm<sup>1</sup>), на мѣстѣ отхожденія боковыхъ нервовъ. Seibert, Об. 2, Ос. perisk. 1.

Рис. 13. Поп. р. Спинная продольная мышечная лента (lm) въ ея латеральной части. Субмускулярная пограничная перепонка (mgm) доходитъ лишь до латеральнаго края. Об. 3, Ок. 2.

Рис. 14. Поп. р. Дорзальный мезентерій (dm) и его продолженіе въ слоѣ кольцевой мускулатуры (gm). Дистально онъ переходитъ въ субэпителиальную перепонку (egm) покровнаго эпителия (ep), базальная часть котораго съ заложенымъ въ ней медианно кольцевымъ нервомъ видна. Слабый пучекъ кольцевыхъ мышцъ; хорошо развитый целомъ этого слоя мышцъ (gms), который проксимально отграниченъ субмускулярной перепонкой (mgm), подстилающей продольную мускулатуру, но непереходящей на проксимальную поверхность послѣдней. Об. 5, ос. perisk. 1.

Рис. 15. Сагит. р. Продольныя мышцы латерально (lm). Субмускулярная перепонка (mgm), покрывающая ихъ дистально, и пограничныя пластинки диссепимента (dsp). Об. 3, id.

Рис. 16. Фронт. р. Продольныя мышечныя пучки (lm) и ихъ субмускулярная пограничная перепонка (mgm), сливающаяся далѣе съ субэпителиальной покрова и продырявленная на мѣстѣ прохожденія моторнаго кольцевого нерва (mn). Покровный эпителий межсомитной бороздки (ep). Об. 5, id.

Рис. 17. Сагит. р. Продольныя мышцы (lm) съ ихъ субмускулярной пограничной перепонкой (mgm) и двумя диссепиментальными рядами пограничныхъ пластинокъ (dsp). Це-

ломъ слоя кольцевыхъ мышцъ (gms) заполненъ целотеліаль-  
ной тканью (cg), въ ней же проходитъ пучекъ діагональныхъ  
мышцъ (dim). Кольцевые мышечные пучки (gm) и покровный  
эпителий (ep). Об. 3, id.

Рис. 18. Поп. р. Субэпителиальная пограничная пере-  
понка (egm) покровнаго эпителия (ep) головной лопасти. По-  
граничные тяжи (gf) съ венознымъ сосудомъ (bg) въ це-  
ломѣ. Мышечные пучки (mf). Об. 5, id.

Рис. 19. Фронт. р. Продольныя мышцы (lm), дистально  
покрытыя субмускулярной пограничной перепонкой (mgm),  
проксимально же только слоемъ целотелія. Диссепименталь-  
ныя, нераздвоенныя въ мускулатурѣ, пограничныя пластинки  
(dsp), переходящія въ субэпителиальную перепонку пищевода  
(dgm). Такая-же перепонка покровнаго эпителия (ep). Слой  
кольцевыхъ мышцъ (gm) и ихъ целомъ (gms). Об. 3, ос. re-  
gisc. 1, вдвинутый тубусъ микроскопа.

Рис. 20. Фронт. р. Продольныя мышцы (lm). Въ нихъ  
нерасщепленныя пограничныя пластинки диссепимента (dsp)  
передней части тѣла. Межсомитная борозда, по бокамъ кото-  
рой передній и задній моторные кольцевые нервы (mn) со-  
мита, покрытыя проксимально субэпителиальной погранич-  
ной перепонкой (egm). Послѣдняя видна и далѣе подъ покровнымъ  
эпителиемъ (ep); отъ него проксимально расположены кольце-  
вые мышечные пучки (gm), далѣе ихъ целомъ и наконецъ  
субмускулярная перепонка (mgm) продольныхъ мышцъ. Об. 2,  
ос. perisk. 1.

Рис. 21. Поп. р. Спинныя продольныя мышцы (lm) и по-  
кровный эпителий (ep) у диссепимента (dsp), пограничныя  
пластинки котораго отходятъ отъ субэпителиальной мембраны  
(egm) и, анастомозируя другъ съ другомъ, переходятъ въ  
пограничную перепонку целомическаго диссепимента. Возлѣ  
послѣдняго видна часть продольно надрѣзаннаго комиссу-  
ральнаго кровеноснаго сосуда (bg), въ стѣнкѣ котораго видны  
кольцевыя волокна и ядра целотелія. Об. 3, id.

Рис. 22. Сагит. р. Продольныя мышцы (lm) съ расще-  
пленной пограничной пластинкой диссепимента (dsp), отхо-  
дящей отъ субэпителиальной пограничной перепонки (egm)  
покровнаго эпителия (ep). Опорныя вѣтки послѣдняго изъ  
межсомитной бороздки. Zeiss., Homog. Immers. A, Ос. proj. 4,  
раст. мѣха 51.

Рис. 23. Сагит. р. id. Видны передній и задній кольцевые моторные нервы сомита (mn); между ними опорные элементы покровнаго эпителія, раздѣленные на двѣ группы соответственно межсомитной бороздкѣ. Отъ субэпителіальной перепонки (egm) отходятъ пограничныя волокна (gf), проходящія между означенныхъ клѣтокъ, преимущественно базально. Субмускулярная перепонка (mgm). Seibert, Homog. Immers. 4, Ос. perisk. 1, вдвинутый тубусъ.

Таб. 3.

*Notocirrus geniculatus* (искл. рис. 29).

Рис. 24. Сагит. р. Продольныя мышцы (lm) съ расщепленными диссепиментальными пограничными пластинками (dsp) и съ субмускулярной перепонкой (mgm) дистально; проксимально такой перепонки нѣтъ. Субэпителіальная перепонка покровнаго эпителія (ep), который образуетъ рѣзко выраженный выступъ съ сензитивнымъ нервомъ (sn) сомита. Целомъ кольцевыхъ мышцъ (gm) заполненъ целотеліальной волокнистой тканью (cg). Субэпителіальная и субмускулярная перепонка слиты на мѣстахъ межсомитныхъ бороздокъ, гдѣ видны передній и задній моторные кольцевые нервы (mn) сомита. Seibert, Об. 3, ос. perisk. 1, вдвинутый тубусъ

Рис. 25. Фронт. р. Брюшныя продольныя мышцы (lm), посрединѣ между которыхъ нервы, отходящіе отъ брюшной цѣпочки (bk) Въ мышцахъ видны расщепленные пограничныя пластинки диссепиментовъ (dsp), соответственно которымъ располагаются по-парно передніе и задніе кольцевые нервы (mn) сомита. По срединѣ сомитовъ видны парные сензитивные нервы (sn), соединяющіеся съ моторными медианной подвѣской брюшной цѣпочки. Съ краю субмускулярная перепонка кольцевыхъ мышцъ и покровный эпителій. Об. 2, ос. perisk. 1.

Рис. 26. Поп. р. Диссепиментальныя пограничныя пластинки (dsp) дорзальной продольной мускулатуры (lm) и субэпителіальная перепонка покрова (egm). Об. 3, id.

Рис. 27. Поп. р. Брюшная продольная мышечная лента (lm) въ ея латеральной части, гдѣ субмускулярная пограничная перепонка (mgm) имѣется и на проксимальной поверхно-

сти. Дистально видна лишь субэпителиальная перепонка (egm), такъ какъ начинается диссепиментъ (dsp), пограничныя пластинки котораго частью видны въ продольныхъ мышцахъ. Ясно выраженный hylus. Об. 3, Ок. 3.

Рис. 28. Поп. р. Диссепиментальныя пограничныя образования (dsp) брюшной мышечной ленты (lm) одного изъ переднихъ сомитовъ. Мышечные пучки проходятъ черезъ диссепиментъ только возлѣ субэпителиальной перепонки (egm) покрова. id.

Рис. 29. *Lumbriconereis fragilis*. Сакит. р. Продольныя мышцы (lm) съ пограничными пластинками диссепиментовъ (dsp), въ которыхъ видны первые слѣды процесса расщепленія. Субмускулярная (mgm) и субэпителиальная (egm) пограничныя перепонки. Zeiss, Aporchromat 8 mm., Ос. proj. 4, дл. мѣха 51.

Рис. 30. Поп. р. Пограничная перепонка диссепимента (dsp) подходящая къ кишечнику (der). На ней видны ядра целотелія, а у кишки кольцевыя мышечныя волокна (gm). Часть коммиссуральнаго сосуда (bg) съ целотеліальными волокнами въ стѣнкѣ. Seibert, Об. 5, ос. perisk. 1.

Рис. 31. Поп. р. Пограничная перепонка диссепимента (dsp) съ утолщенной и ячеистой частью. id.

Рис. 32. Сакит. р. Пограничная перепонка дорзальнаго мезентерія (dm) и продолженіе ея въ слой кольцевыхъ мышцъ (gm), пучки которыхъ видны дистально. Граница этихъ двухъ отдѣловъ мезентерія отмѣчена продольными мышечными волокнами (lm). Виденъ кольцевой сензитивный нервъ (sn), сильно выступающій изъ покровнаго эпителія въ слой кольцевыхъ мышцъ. Nomog. Immers. 2, ос. perisk. 1, вдвинутый тубусъ.

Рис. 33. Поп. р. Стѣнка средней кишки. Подъ энтодермальнымъ эпителиемъ (der) ребристая пограничная перепонка (dgm); между этими ребрами продольныя мышечныя волокна (lm); далѣе дистально слой кольцевыхъ мышцъ (gm) и целотелій (ct). Об. 5, ос. perisk. 1.

Рис. 34. Поп. р. Пищеводъ. Его высокій эпителий (der) подостланъ субэпителиальной пограничной перепонкой (dgm), богато снабженной кровеносными сосудами (bg). Нѣкоторые изъ послѣднихъ проникаютъ въ толщу эпителія, другіе черезъ слой кольцевыхъ мышцъ проходятъ на ихъ дистальную поверхность, образуя здѣсь родъ сплетенія. Дорзальный мезен-



терій (dm), въ которомъ заложенъ спинной сосудъ (dg); съ боковъ полукольца мышцъ (mdg) сосуда, дорзально между ними нервъ (dn) сосуда. Стѣнка (gm) самого спинного сосуда расщеплена на 2 слоя. id.

#### Таб. 4.

*Notocirrus geniculatus* (искл. рис. 36 и 48).

Рис. 35. Сагит. р. Стѣнка средней кишки. Энтодермальный мерцательный эпителий (der); субэпителиальная пограничная перепонка (dgm) съ просвѣтами сосудовъ (bg); кольцевые мышечные пучки (gm) и целотелій. Seibert, Об. 3, ок. 3.

Рис. 36. *Onurhis conchilega*. Фронт. р. Стѣнка тѣла дорзо-латерально. Чуть виденъ покровный эпителий (ep), подъ которымъ субэпителиальная пограничная перепонка (egm) и далѣе слой кольцевыхъ мышцъ (gm). Каждый пучекъ послѣднихъ имѣетъ свою оболочку изъ пограничныхъ пластинокъ. Въ целомъ (с) вдается железа (dz), покрытая субэпителиальной перепонкой съ экваторіальной полосатостью. id.

Рис. 37. Фронт. р. Пищеводъ. Субэпителиальная пограничная перепонка (dgm), богатая кровеносными сосудами (bg), отъ которыхъ отходятъ слѣпые сосуды въ толщу самого эпителия. Расположены эти послѣдніе по спирали. Видно переходъ субэпителиальной пластинки въ пограничную пластинку диссепимента (dsp), а возлѣ отхожденіе сосуда съ ампулой (am). Об. 3, Ок. 5.

Рис. 38. Фронт. р. Стѣнка кишки съ субэпителиальной пограничной перепонкой (dgm), переходящей въ перепонку диссепимента (dsp). Надрѣзана стѣнка кровеносной ампулы (am) съ целотеліальными волокнами; видны ядра целотелія. Об. 3, Ок. 3.

Рис. 39. Фрон. р. id. Другой диссепиментъ (dsp) съ разрѣзомъ ампулы (am) и вдающимся въ ея просвѣтъ клѣточнымъ клапаномъ (kl). id.

Рис. 40. Поп. р. Верхняя часть кишечника и спинной мезентерій (dm) съ дорзальнымъ сосудомъ (dg). Послѣдній спался, но обѣ пограничныя перепонки (gm) его стѣнки ясно видны; между ними клѣточная соединительная ткань; снаружи

полукольцевыя мышечныя волокна (mdg) и сильно развитый целотелій (ct). id.

Рис. 41. Поп. р. Спинной мезентерій (dm) съ дорзальнымъ сосудомъ (dg). Внутренняя и наружная пограничныя перепонки (gm) послѣдняя и клѣточная соединительная ткань между ними. Полукольцевыя мышечныя волокна (mdg) дорзальнаго сосуда; дорзально между ними въ перепонкѣ мезентерія нервъ сосуда (dn). Перепонки диссепимента (dsp) надъ нимъ. id.

Рис. 42. Фронт. р. Спинной сосудъ (dg). Двѣ пограничныя перепонки (gm) въ его стѣнкѣ, изъ которыхъ наружная соединяется съ перепонкой диссепимента (dsp); видны полукольцевыя мышечныя пучки (mdg) дорзальнаго сосуда. У диссепимента коммиссуральный сосудъ (bg). id.

Рис. 43. Фронт. р. Спинныя продольныя мышцы (lm), дистально покрытыя субмускулярной пограничной перепонкой (mgm), проксимально лишенныя подобной перепонки. Въ этихъ мышцахъ расщепленныя пограничныя пластинки диссепимента (dsp), изъ которыхъ въ перепонку диссепимента целома переходятъ переднія пластинки. Къ названной перепонкѣ на короткой подвѣсочной пластинкѣ прикрѣпленъ коммиссуральный сосудъ (bg). Средняя кишка съ перехватами по срединѣ сомита. Съ другой стороны целома (gms) слоя кольцевыхъ мышцъ, дистально кольцевыя мышечныя пучки и затѣмъ покровный эпителий. Об. 3, ос. perisk. 1.

Рис. 44. Поп. р. Продольно срѣзанный участокъ стѣнки коммиссуральнаго сосуда съ волокнами и ядрами целотелія на его пограничной перепонкѣ. Об. 5, ок. 3.

Рис. 45. Фронт. р. Брюшныя продольныя мышцы (lm), дистально покрытыя субмускулярной пограничной перепонкой (mgm), проксимально лишенныя подобной перепонки. Въ этихъ мышцахъ расщепленныя пограничныя пластинки диссепимента (dsp), изъ которыхъ въ перепонку диссепимента целома переходятъ заднія пластинки. Въ указанной перепонкѣ заложенъ коммиссуральный сосудъ (bg), отъ котораго въ целома слѣдующаго назадъ сомита отходятъ слѣпо кончающіеся сосуды. Ихъ поперечныя разрѣзы видны въ большомъ количествѣ. Таки-же отношенія представляетъ сосудъ, прикрѣпленный на особой подвѣсочной пограничной пластинкѣ надъ нефридіальнымъ каналомъ (ns). Этотъ послѣдній особой подвѣской при-

врѣплена къ диссепиментальной перепонкѣ, въ которой чуть выше заложена часть нефридіа ближайшая къ воронкѣ. Периферически отъ продольной мускулатуры слой кольцевыхъ мышечныхъ волоконъ (gm); целомъ ихъ заполненъ целотеліальной волокнистой тканью. Покровный эпителий (ep) съ сензитивнымъ нервомъ (sn) сомита, вдающимся до продольныхъ мышцъ. Субэпителиальная пограничная перепонка. Об. 2, ос. perisk. 1.

Рис. 46. Поп. р. Продольныя мышцы (lm) съ кровеносными сосудами (bg), переходящими непосредственно въ пограничныя волокна (gf); субмускулярная перепонка (mgm). Об. 3, Ок. 3.

Рис. 47. Поп. р. Параподій съ продольно разрѣзаннымъ брюшнымъ щетинковымъ мѣшкомъ (bs), въ которомъ видны двѣ щетинки. Надъ верхней слѣдъ субэпителиальной пограничной перепонки, далѣе пучекъ мышцъ (mf) и та-же перепонка по обѣимъ сторонамъ складки разсматриваемаго щетинковаго мѣшка (egm). Эта перепонка затѣмъ подстилаетъ покровный эпителий (ep) спинного отдѣла параподія и содержитъ въ себѣ жаберныя капилляры (bg). id.

Рис. 48. *Eunice siciliensis*. Сагит. р. Покровный эпителий (ep) латеральной поверхности тѣла надъ параподіемъ съ сѣтью целомическихъ каналовъ (ск). id.

## Таб. 5.

*Eunice siciliensis* (искл. рис. 60—62).

Рис. 49. Поп. р. Покровный эпителий (ep), съ боку его субэпителиальная пограничная перепонка (egm). Въ эпителий проникаютъ два целомическихъ канала (ск) съ кровеносными сосудами (bg) внутри; изъ этихъ каналовъ одинъ доходитъ почти до кутиккулы, подъ которой видны части образуемой ими здѣсь сѣти. Seibert, Об. 3, Ок. 3.

Рис. 50. Поп. р. Брюшная цѣпочка, покрытая субэпителиальной пограничной перепонкой (egm<sup>1</sup>). Около центральной волокнистой массы целомическіе каналы (ск), изъ которыхъ два доходятъ до поверхности брюшной цѣпочки. Сверху слѣва кровеносный сосудъ (bg), который входитъ затѣмъ въ

соотвѣтствующій целомическій каналъ. Ясно видны поперечные разрѣзы двухъ такихъ каналовъ въ брюшной цѣпочкѣ содержатъ по поперечному разрѣзу кровеносныхъ сосудовъ, однако очень слабо замѣтныхъ. Ос. perisk. 1, id.

Рис. 51. Сагит. р. Стѣнка тѣла въ дорзо - латеральной части одного изъ сомитовъ передняго отдѣла тѣла. Покровный эпителий (ep) подостланъ субэпителиальной пограничной перепонкой (egm); съ другой стороны въ ней примыкають пучки кольцевыхъ мышцъ (gm), изъ которыхъ каждый имѣетъ оболочку изъ пограничныхъ пластинокъ. Хорошо выраженный целомъ кольцевыхъ мышцъ (gms), въ которомъ два пучка діагональных мышцъ (dim) безъ всякихъ пограничныхъ образований и кровеносный сосудъ (bg) на короткой подвѣскѣ. Выросты этого отдѣла целома (sk) въ разныхъ мѣстахъ проникають между кольцевыхъ мышечныхъ пучковъ и далѣе въ покровный эпителий. Продольныя мышцы (lm) повреждены при рѣзкѣ, но ясно видны ихъ субмускулярная перепонка (mgm) и нераздѣляющія здѣсь пограничныя пластинки диссепиментовъ (dsp). У межсомитныхъ бороздокъ одна только субэпителиальная пограничная перепонка, субмускулярная недифференцирована. Задній моторный кольцевой нервъ сомита; черезъ одинъ пучекъ кольцевыхъ мышцъ, въ межсомитной бороздкѣ передній моторный нервъ (mn) слѣдующаго сомита. id.

Рис. 52. Сагит. р. id въ вентральной части. Задняя треть сомита, такъ что целомъ кольцевыхъ мышцъ невиденъ, но его выросты въ покровномъ эпителии имѣются (sk). Пограничная пластинка диссепимента (dsp) очень широка и окошечками какъ бы подраздѣлена на нѣсколько частей; впередъ она доходитъ до задняго моторнаго кольцевого нерва (mn) сомита, по срединѣ ея длины передній кольцевой нервъ слѣдующаго сомита. Ок. 3, id.

Рис. 53. Поп. р. Брюшная продольная мышечная лента (lm), со всѣхъ сторонъ покрытая субмускулярной пограничной перепонкой (mgm). Въ слѣѣ кольцевыхъ мышцъ проксимально целомъ (gms) съ проходящимъ въ немъ среднимъ, сензитивнымъ нервомъ (sn) сомита, дистально кольцевыя мышечныя пучки (gm), пограничныя образования которыхъ слабо видны. Покровный эпителий (ep) съ субэпителиальной перепонкой. Об. 2, ос. perisk. 1.

Рис. 54. Поп. р. Проксимальная поверхность спинной продольной мышечной ленты (lm) съ ея субмускулярной пограничной перепонкой (mgm). Между мышечныхъ волоконъ пограничные тяжи отъ близко расположеннаго диссепимента (dsp), часть котораго съ коммиссуральнымъ сосудомъ видна въ целомѣ. id.

Рис. 55. Поп. р. Пограничная перепонка диссепимента (dsp) съ прилежащими дорзо-вентральными мышцами (dvm) безъ всякихъ оболочекъ изъ пограничныхъ образований. Об. 3, ов. 3.

Рис. 56. Поп. р. Дорзальный сосудъ, пограничная перепонка стѣнки (gm) котораго сверху видна въ плоскости. Пограничныя пластинки дорзальнаго мезентерія (dm) и подвѣски сосуда. Продольные и кольцевые мышечные слои (mdg) сосуда, периферически целотелій (ct). id.

Рис. 57. Поп. р. Кровеносная ампулла. Видна внутренняя пограничная перепонка (gm) со складками, проникающими между продольныхъ (lm) и далѣе кольцевыхъ мышечныхъ пучковъ (gm) стѣнки сосуда. Периферически слой целотелія (ct). Ампулла далѣе переходитъ въ сосудъ, впадающій въ надрѣзанный коммиссуральный сосудъ. Въ просвѣтѣ сосуда амебоциты. id.

Рис. 58. Поп. р. Верхняя часть ампуллы. Стѣнка ввидѣ тонкой пластинки; наружный целотелій чуть виденъ; изнутри амебоциты, образующіе псевдоэпителій (per) и сверху часть клапана (kl). Сулема съ уксусной кисл., борный карминъ-индигокарминъ. id.

Рис. 59. Поп. р. Сосѣдній срѣзъ, на которомъ псевдоэпителій (per) и его отношеніе къ расположенному сверху клапану (kl) ясно видно. (По сравненію съ предыдущимъ этотъ срѣзъ снятъ съ другой стороны). id

Рис. 60. *Eunice norvegica*. Поп. р. Приврѣпленіе мышечнаго пучка (mf) въ дистальномъ концѣ параподія. Покровный эпителий (ep) съ субэпителиальной пограничной перепонкой (egm). На мѣстѣ приврѣпленія мышць отъ послѣдней отходятъ пограничныя волокна (gf) въ мышечные пучки и въ толщу эпителія. id.

Рис. 61. *E. norvegica*. Поп. р. Проксимальный конецъ щетинковаго мѣшка съ ацикулой, покрытый субэпителиальной

пограничной перепонкой (egm) съ выростами на мѣстахъ при крѣпленіи мышць (mf). Об. 5, ос. perisk. 1.

Рис. 62. *E. norvegica* Сагит. р. Надглоточная ганглиозная масса (og) и покровный эпителий головной лопасти (ep), подостланые субэпителиальной пограничной перепонкой (egm). Последняя распространяется и на сензитивные нервы. Въ надглоточную массу вдаются целомическіе каналы (ск) и проникаютъ пограничные тяжи. Въ целомѣ головной лопасти видны мышечные пучки и нѣсколько пограничныхъ перепонокъ. Сзади полость основанія антенны, содержащая мышцы и выстланная субэпителиальной перепонкой. Об. 2, ос. perisk. 1.

## Таб. 6.

### *Eunice norvegica.*

Рис. 63. Фронт. р. Стѣнка тѣла близъ латеральнаго края продольной спинной мышечной ленты. Покровный эпителий (ep) подостланъ субэпителиальной перепонкой (egm), въ межсомитной бороздѣ сливающейся съ субмускулярной на мѣстахъ прохожденія кольцевыхъ моторныхъ нервовъ сомита и подъ поясомъ опорныхъ элементовъ. Далѣе слой кольцевыхъ мышечныхъ пучковъ (gm), изъ которыхъ четыре располагаются въ межсомитной бороздѣ между двумя кольцевыми нервами. Продольныя мышцы (lm) подостланы субмускулярной перепонкой (mgm). Между ними и кольцевыми мышцами концы вѣсехъ мышечныхъ пучковъ и два целомическихъ выроста (gmc) съ кровеносными сосудами въ нихъ. Seibert, Об. 2, ос. perisk. 1.

Рис. 64. Сагит. р. id. Близъ медіаннаго края продольной мышечной ленты, гдѣ целомъ слоя вольцевыхъ мышць (gmc) сильно развитъ. Об. 3, id.

Рис. 65. Фронт. р. Межсомитная борозда на уровнѣ параподій. Покровный эпителий (ep) съ подстилающей его субэпителиальной перепонкой и пучками кольцевыхъ мышць (gm), изъ которыхъ каждый въ оболочкѣ изъ пограничныхъ образований. Непосредственно подъ бороздой мышцы отсутствуют, начинаясь лишь за переднимъ и заднимъ кольцевыми нервами сомита (mn). Пограничная перепонка диссепимента (dsp) со-

единяется съ субэпителиальной у кольцевого нерва и раздѣляетъ мышечные пучки (sm), проходящіе въ целомѣ (с) двухъ сосѣднихъ сомитовъ. Ок. 3, id.

Рис. 66. Сагит. р. Брюшная продольная мышечная лента (lm) одного изъ заднихъ сомитовъ. Ея субмускулярная перепонка (mgm) и пограничныя септы между волокнъ; пограничныя перепонки диссепиментовъ (dsp) и соотвѣтственныя образованія въ продольныхъ мышцахъ. Покровный эпителий (ep) съ субэпителиальной перепонкой (egm); слабо развитые кольцевые мышечные пучки (gm) въ оболочкахъ изъ пограничныхъ образованій. По срединѣ сензитивный нервъ (sn) сомита, возлѣ котораго небольшой целомическій каналъ (gmc). Задній кольцевой моторный нервъ сомита (mn справа) недалеко отъ межсомитной борозды. Въ этой послѣдней отсутствуютъ кольцевыя мышцы и недифференцирована субмускулярная перепонка. Передній кольцевой нервъ (mn слѣва) располагается непосредственно возлѣ указанной борозды. id.

Рис. 67. Поп. р. Брюшная продольная мышечная лента (lm) со всѣхъ сторонъ ~~покрытая~~ субмускулярной пограничной перепонкой (mgm), отъ которой вентрально отходятъ среди мышечныхъ волоконъ септы (gl). Внутри мышечной ленты своеобразныя полости, выстланныя целомоцитами. Покровный эпителий (ep) съ субэпителиальной перепонкой (egm); пучки кольцевыхъ мышцъ (gm) въ оболочкахъ изъ пограничныхъ образованій. Подъ продольными мышцами видны целомическіе каналы (gmc) слоя кольцевыхъ мышцъ. Справа пучекъ парасомитальныхъ мышцъ при вступленіи въ кольцевую мускулатуру. Об. 2, ос. perisk. 1.

Рис. 68. Поп. р. Спинная продольная мышечная лента (lm) въ латеральной ея части съ субмускулярной перепонкой (mgm). Справа целомъ (с) надъ параподіемъ, слѣва начало целомическаго выроста (gmc) кольцевой мускулатуры, по срединѣ суживающія его пограничныя пластинки. Къ периферіи кольцевые мышечные пучки (gm) въ ихъ оболочкахъ изъ пограничныхъ образованій. Къ нимъ изъ целома подходитъ пучекъ косыхъ мышцъ (mf), отчасти покрытый подобной-же оболочкой. Покровный эпителий (ep) съ субэпителиальной перепонкой (egm). Косо перерѣзанная жабра (br), въ покровномъ эпителии которой пограничныя пластинки съ заключенными въ нихъ жаберными капиллярами (bg). Пластин-



ки эти перпендикулярны къ субэпителиальной перепонкѣ. Восходящій и нисходящій жаберные сосуды видны въ целомической полости (с) жабры. Об. 3, ок. 3.

Рис. 69. Фронт. р. Продольная мышечная лента (lm) съ ея целотеліемъ, въ которомъ видны удлиненныя клѣтки съ отростками (cs), содержащія палочкообразныя включенія. Об. 5, ос. perisk. 1.

Рис. 70. id. Брюшная продольная мышечная лента (lm) у ея дистальной поверхности. Сверху сензитивный нервъ (sn) сомита. Между мышечными пучками продольныя пограничныя перепонки (gf) на подобіе септъ. По срединѣ пограничныя образованія диссепимента (dsp) съ поперечнымъ расщепленіемъ. Об. 3, id.

Рис. 71. Поп. р. Брюшная продольная мышечная лента (lm) на мѣстѣ диссепимента и непосредственно возлѣ него. Видно переходъ пограничныхъ пластинокъ продольныхъ септъ въ пограничную сѣть у диссепимента (dsp). Сверху целомъ (с) и пограничная перепонка диссепимента; субмускулярная (mgm) и субэпителиальная (egm) перепонки; покровный эпителий (ep). id.

Рис. 72. Поп. р. Брюшная продольная мышечная лента (lm) задней половины тѣла съ ея субмускулярными перепонками проксимальной (mgm справа) и дистальной (mgm слѣва). По срединѣ пограничныя образованія диссепимента (dsp), мѣстами очень утолщенныя; въ дистальной периферіи продольныя септы. Ок. 3, id.

Рис. 73. Поп. р. Стѣнка средней кишки (der). Субэпителиальная пограничная перепонка (dgm) при спавшихся сосудахъ кишечнаго сплетенія. На ней кольцевыя мышечныя волокна (gm) и целотелій (ct). id.

Рис. 74. id съ наполненными кровью сосудами. id.

Рис. 75. Сагит. р. Субэпителиальная пограничная перешихся (dgm) средней кишки (der) и ея складки при спавшихся сосудахъ кровеноснаго сплетенія. Об. 2, id.

## Таб. 7.

### *Eunice norvegica.*

Рис. 76. Сагит. р. Вентральная часть пигидіальнаго сегмента. Снизу покровный эпителий (ep), сверху эпителий

кишечника (der) у анального отверстія. Субэпителиальная пограничная перепонка (egm), подстилающая ихъ, съ отходящими отъ нея пограничными волокнами (gf) въ средину пигидіального сегмента. Seibert, Об. 3, ок. 3.

Рис. 77. Поп. р. 1. препигидіальный сомитъ. Брюшная цѣпочка (bk), необособленная отъ покровнаго эпителия, покрыта субэпителиальной пограничной перепонкой (egm). Брюшной сосудъ (vg), заложенный въ субэпителиальной перепонкѣ кишки, еще неотдѣленъ отъ кишечнаго сплетенія. id.

Рис. 78. Поп. р. Диссепиментъ (dsp) между 1. и 2. препигидіальными сомитами, соединяющійся съ субэпителиальными перепонками эпителия кишечника (der) съ одной стороны и эпителия покрова (ep) съ другой. У послѣдняго видны отверстія, черезъ которыя проходятъ продольные мышечные пучки (lm). id.

Рис. 79. Поп. р. Дорзальная часть 2. препигидіального сомита. Покровный эпителий (ep) съ субэпителиальной перепонкой (egm). Слой вольцевыхъ мышцъ (gm), покрытый пограничной перепонкой, которая продолжается въ двѣ пограничныя пластинки дорзальнаго мезентерія (dm). Спинной сосудъ (dg) представленъ двумя сосулами, залегающими въ субэпителиальной перепонкѣ кишки, изъ которыхъ одинъ виденъ. id.

### *Onuphis conchilega.*

Рис. 80. Поп. р. Стѣнка тѣла при основаніи параподія. Покровный эпителий (ep) образуетъ железистое утолщеніе, въ которое проникаютъ пограничныя тяжи или полые выросты отъ субэпителиальной перепонки (egm). Слой кольцевыхъ мышцъ (gm), покрытыхъ оболочкою изъ пограничныхъ образований. Къ нимъ подходятъ пробѣгающіе въ целомѣ мышечные пучки (mf) съ пограничными оболочками, въ разной степени покрывающими ихъ. Съ боку продольная мышечная лента (lm) съ субмускулярной перепонкой и отходящими отъ нея пограничными пластинками. id.

Рис. 81. Поп. р. Щетинковый мѣшокъ (bs) параподія, въ которомъ видны нѣсколько щетинокъ. Онъ покрытъ субэпителиальной пограничной перепонкой (egm), переходящей далѣе подъ покровный эпителий (ep) параподія. Отъ нея отхо-

дять пограничныя волокна въ дорзальный пальподъ (gf), въ мышцу (mf), прикрѣпляющуюся при основаніи щетинковаго мѣшка, и въ другую мышцу, прикрѣпляющуюся у его проксимальнаго конца. (Въ микрофотографіи къ низу расположена дорзальная сторона, къ верху вентральная). Ос. perisk. 1, id.

Рис. 82 а и б. Сагит. р. Стѣнка тѣла приблизительно на протяженіи отъ сензитивнаго нерва одного сомита до такого-же нерва слѣдующаго. Продольныя мышцы (lm) съ ихъ продольными пограничными перепонками (gl) и субмускулярной перепонкой (mgm); далѣе слой кольцевыхъ мышцъ (gm), подраздѣленный пограничными пластинками на отдѣльные пучки, изъ которыхъ слабѣе развиты въ межсомитной бороздѣ. Покровный эпителий (ep) съ субэпителиальной перепонкой, которая подъ двумя моторными кольцевыми нервами (mn) и подъ полосой опорныхъ элементовъ между ними слита съ субмускулярной. Ок. 3, id.

Рис. 83. Поп. р. Дорзальная продольная мышечная лента (lm), со всѣхъ сторонъ покрытая субмускулярной перепонкой (mgm) и разбитая продольными пограничными пластинками (gl) на отдѣльные мышечные пучки; далѣе слой кольцевыхъ мышцъ (gm), отдѣленный субэпителиальной перепонкой (egm) отъ покровнаго эпителия (ep). Съ боку прикрѣпленіе пучка косыхъ мышцъ (sm). Въ целомѣ располагается пищеводъ съ субэпителиальной (dgm) и періэзофагеальной (ps) перепонками. Дорзальный мезентерій (dm) съ спиннымъ кровеноснымъ сосудомъ (dg) въ немъ. (Спинная сторона на микрофотографіи обращена къ низу) Ос. perisk. 1, id.

Рис. 84. Поп. р. id. Брюшная продольная мышечная лента (lm). Съ боку брюшная цѣпочка (bk) съ субэпителиальной перепонкой. Между ней и продольной мускулатурой пучекъ косыхъ мышцъ (sm) въ оболочкѣ изъ пограничныхъ образований. Въ слой кольцевыхъ мышцъ (gm) видны пограничныя пластинки, отдѣляющія ихъ пучки другъ отъ друга. По срединѣ этихъ мышцъ часть моторнаго кольцевого нерва (mn) и надъ нимъ субмускулярная (mgm) и субэпителиальная пограничныя перепонки слиты. id.

Рис. 85. Поп. р. id въ сомитахъ задней половины тѣла. Виденъ брюшной мезентерій (vm) съ вентральнымъ кровеноснымъ сосудомъ (vg). Косыхъ мышцъ нѣтъ, кольцевыя слабо развиты. Въ целомѣ мужскіе половые продукты. Об. 2, id.

Рис. 86. Сагит. р. Продольныя мышцы (lm) въ переднихъ сомитахъ съ пограничными перепонками (gl) между отдѣльными пучками, при чемъ на мѣстѣ диссепимента въ нѣкоторыхъ перепонкахъ наблюдаются окошечки; субмускулярная перепонка (mgm) въ ея проксимальной и дистальной частяхъ. Въ целомѣ (с) виденъ мышечный пучекъ съ оболочкой изъ пограничныхъ образований. Такіе-же пучки дорзовентральныхъ мышцъ (dvm) проникаютъ у диссепимента въ продольную мускулатуру. Слой кольцевыхъ мышцъ (gm), прерываемый слѣва сензитивнымъ (sn), справа кольцевымъ моторнымъ нервомъ сомита. На этихъ мѣстахъ субмускулярная перепонка слита съ субэпителиальной покровнаго эпителия. Об. 3, ок. 3.

Рис. 87. id. Въ эпителии (ep) видны передній и задній кольцевые нервы (mn) двухъ смежныхъ сомитовъ, въ пограничныхъ перепонкахъ окошечекъ нѣтъ. id.

Рис. 88. id. въ сомитахъ средней части тѣла, гдѣ видна щель въ пограничныхъ образованияхъ на мѣстѣ диссепимента (dsp). Слабое развитіе кольцевой мускулатуры (gm). Целомъ (с) заполненъ мужскими половыми продуктами, но ясно видна нѣсколько смѣщенная пограничная перепонка диссепимента (dsp) целома. id.

## Таб. 8.

### *Onurhis conchilega.*

Рис. 89. Поп. р. Стѣнка тѣла вентрально отъ латеральнаго края спинной продольной мышечной ленты (lm). Покровный эпителий (ep) съ субэпителиальной пограничной перепонкой (egm); далѣе слой кольцевыхъ мышцъ (gm) съ пограничными пластинками, облекающими отдѣльные пучки. Съ ними соединяются подобныя-же оболочки прикрѣпляющихся здѣсь косыхъ (sm) и параподіальныхъ мышцъ. Край продольной мышечной ленты (lm), покрытой субмускулярной перепонкой (mgm); между мышечныхъ волоконъ пограничныя пластинки, подраздѣляющія мышцу на небольшіе пучки. Seibert, Об. 3, ок. 3.

Рис. 90. Поп. р. Брюшная продольная мышечная лента (lm), покрытая со всѣхъ сторонъ субмускулярной перепонкой (mgm) и съ пограничными пластинками (gl) внутри, подраздѣляющими мышечную ленту на отдѣльные пучки. Въ послѣдней видны брюшные концы дорзовентральныхъ мышцъ (dvm) въ особыхъ полостяхъ, выстланныхъ пограничными пластинками. Слой кольцевыхъ мышцъ (gm) стѣнки тѣла слабо виденъ и ограниченъ дистально субэпителиальной перепонкой (egm), подстилающей покровный эпителий (ep). Въ целомѣ (с) надъ продольной мускулатурой пучекъ косыхъ мышцъ (sm), со всѣхъ сторонъ покрытый пограничной перепонкой (gm). Ос. perisk. 1, id.

Рис. 91. Поп. р. Стѣнка тѣла у дорзо-медіанной линіи. Покровный эпителий (ep) съ субэпителиальной пограничной перепонкой (egm); далѣе слой кольцевыхъ мышцъ (gm) съ пограничными пластинками, отдѣляющими ихъ пучки другъ отъ друга; проксимально расположена спинная продольная мышечная лента (lm), покрытая субмускулярной перепонкой (mgm) и съ пограничными пластинками (gl) внутри, подраздѣляющими её на отдѣльные пучки. Дорзо-вентральныя мышцы (dvm) провисываютъ продольную мускулатуру, все время находясь въ особыхъ оболочкахъ изъ пограничныхъ образований. У кишечника (der) онѣ идутъ возлѣ или въ самой пограничной перепонкѣ диссепимента. Последняя плотно прилежитъ къ кишкѣ, субэпителиальная перепонка которой благодаря этому видна лишь мѣстами (dgm). По медіанной линіи идетъ пограничная перепонка спинного мезентерія (dm) и возлѣ нея на особыхъ подвѣскахъ два спавшихся спинныхъ сосуда (dg). Об. 2, ок. 3.

Рис. 92. Фронт. р. Брюшная цѣпочка (bk) съ покрывающей её субэпителиальной перепонкой (egm<sup>1</sup>); съ боковъ продольныя мышцы (lm), покрытыя субмускулярной перепонкой (mgm). Въ пограничныхъ пластинкахъ послѣднихъ видна щель (dsp), соотвѣтствующая межсомитной границѣ. Съ краю виденъ надрѣзанный мѣстами, проходящій подъ слоемъ продольныхъ мышцъ сензитивный нервъ сомита (sn). Отхожденіе его отъ брюшной цѣпочки видно; далѣе отходятъ нѣсколько меньшіе передній и задній кольцевые моторные нервы (mn) сомита; на границѣ двухъ сосѣднихъ сомитовъ видно лишь соединеніе пограничныхъ образований брюшной цѣпочки

и диссепиментальныхъ. Между нервами проходятъ пучки дорзо-вентральныхъ и косыхъ мышцъ (mf), снабженные оболочками изъ пограничныхъ образований. Ос. perisk. 1, id.

Рис. 93. Поп. р. Брюшная цѣпочка (bk), покрытая субэпителиальной пограничной перепонкой; вентрально отъ нея пучки кольцевыхъ мышцъ (gm) въ оболочкѣ изъ пограничныхъ образований; съ боковъ два пучка дорзо-вентральныхъ мышцъ (dvm) въ такихъ-же оболочкахъ (gm), доходящіе до кишки; дорзально отъ брюшной цѣпочки пограничная перепонка брюшного мезентерія (vm) съ брюшнымъ сосудомъ (vg). Съ краю брюшная продольная мышечная лента (lm), покрытая субмускулярной перепонкой (mgm) и подраздѣленная пограничными пластинками (gl) на отдѣльные пучки. Об. 3, id.

Рис. 94. Фронт. р. Пограничная перепонка диссепимента (dsp) средней части тѣла, въ которой заложены дорзо-вентральные мышцы (dvm), и на которой видна часть нефростома (nt). Въ целомѣ (с) передняго сомита только мужскіе половые продукты; въ целомѣ задняго кромѣ того видна часть кишки (der) съ ея субэпителиальной перепонкой (dgm). Межсомитная борозда нѣсколько взади отъ диссепимента. Въ стѣнкѣ тѣла слой кольцевыхъ мышечныхъ пучковъ (gm), покрытыхъ оболочками изъ пограничныхъ образований, а далѣе покровный эпителий (ep), субэпителиальная перепонка (egm) котораго прикрываетъ кольцевыя мышцы дистально. Кромѣ того видны нѣсколько пучковъ косыхъ и парасабитальныхъ мышцъ, подходящихъ въ стѣнкѣ тѣла изъ целома и имѣющихъ свои оболочки изъ пограничныхъ образований. Об. 2, ок. 3.

Рис. 95. id. Нѣсколько болѣе вентрально, чѣмъ предыдущій срѣзъ, такъ что виденъ заключенный въ пограничной перепонкѣ диссепимента большой нефридіальный мѣшокъ (ns). Стѣнка его изнутри выстлана эпителиемъ, подъ которымъ проходятъ, въ задней стѣнкѣ преимущественно, нѣкоторые пучки дорзо-вентральныхъ мышцъ (dvm). Часть этихъ послѣднихъ, а именно расположенные болѣе латерально, сохраняютъ оболочку изъ пограничныхъ образований. Кровеносный сосудъ (bg) на особой подвѣскѣ возлѣ нефридія. id.

Рис. 96. Сагит. р. Переходъ пищевода въ среднюю кишку. Вокругъ выстилающаго просвѣтъ пищевода эпителия (der) видны субэпителиальная перепонка (dgm) и періэзофагеальная септа (ps), только что обособившаяся отъ первой и

соединенная съ ней многочисленными пограничными волокнами (gf) и тяжами. Справа средняя кишка съ одной субэпителиальной перепонкой, слѣва пищеводъ, обѣ пограничныя перепонки котораго лишь по срединѣ неплотно прилегаютъ другъ къ другу. id.

Рис. 97. Поп. р. Брюшная цѣпочка (bk), со всѣхъ сторонъ покрытая субэпителиальной перепонкой (egm<sup>1</sup>); съ ней соединяется пограничная перепонка вентрального мезентерія (vm), заключающая въ себѣ брюшной кровеносный сосудъ (vg); другимъ концомъ она стоитъ въ связи съ субэпителиальной перепонкой средней кишки (dgm). Виденъ брюшной мерцательный желобокъ этой послѣдней; въ ограничивающія его складки входятъ пограничныя пластинки; при основаніи верхней изъ нихъ кровеносный сосудъ (bg) изъ сплегенія кишечника. Слабо видна субэпителиальная перепонка покрова и пограничныя пластинки слоя кольцевыхъ мышцъ. Об. 3, id.

Рис. 98. Сагит. р. Надрѣзанная стѣнка пищевода. Въ центрѣ виденъ его эпителий (der); далѣе чуть замѣтная субэпителиальная перепонка (dgm), по периферіи пограничная перепонка перізофагеальной септы (ps) съ полосами кровеносныхъ сосудовъ. Обѣ перепонки соединяются пограничными волокнами и тяжами. id.

Рис. 99. Поп. р. Сверху правая и лѣвая дорзальныя продольныя мышечныя ленты (lm) съ ихъ субмускулярной перепонкой (mgm) и пограничными пластинками (gl), подраздѣляющими мышцы на отдѣльные пучки. Дорзальный мезентерій (dm), въ которомъ заложенъ спинной кровеносный сосудъ (dg); въ стѣнкѣ послѣдняго пограничная перепонка расщеплена на внутреннюю и наружную. Видна часть пищевода (der) съ субэпителиальной (dgm) и перізофагеальной (ps) пограничными перепонками. id.

Рис. 100. Поп. р. См. слѣдующій рис.

Рис. 101. id. Стѣнка тѣла у медіанной спинной линіи: покровный эпителий (er), подостланный субэпителиальной пограничной перепонкой (egm); слой кольцевыхъ мышцъ, въ которомъ видны пограничныя пластинки, проходящія между отдѣльными мышечными пучками; дорзальныя продольныя мышечныя ленты (lm), покрытыя субмускулярной перепонкой (mgm) и подраздѣленныя пограничными пластинками (gl) на отдѣльные пучки. Дорзальный мезентерій (dm), съ обѣихъ сторонъ отъ котораго на особыхъ подвѣсочныхъ пограничныхъ пластинкахъ



по спинному сосуду (dg). На рис. 100 мѣсто анастомозы между этими сосудами. Подъ прикрѣпленіемъ пограничной перепонки мезентерія въ субэпителиальной перепонкѣ средней кишки (dgm), базально въ эпителии послѣдней продольный нервъ (dn). id.

Рис. 102. Поп. р. Кровеносная ампулла (am), на пограничной перепонкѣ стѣнки которой располагается псевдоэпителий (per). id.

Рис. 103. Поп. р. Стѣнка тѣла латерально. Чуть замѣтенъ поврванный эпителий (ep), подстланный субэпителиальной перепонкой. Подъ ней пучекъ кольцевыхъ мышцъ въ оболочкѣ изъ пограничныхъ образований. Целомъ (с) заполненъ мужскими половыми продуктами. Среди нихъ комиссуральный сосудъ (bg сверху) на подвѣсочной пограничной пластинкѣ (gm). Отъ него отходитъ небольшой сосудъ (bg снизу) со спиральными перетяжками; такой же сосудъ расположенъ возлѣ. id.

---

# ОГЛАВЛЕНІЕ.

|                                                                                 |             |
|---------------------------------------------------------------------------------|-------------|
| <b>I. Фактическая часть</b>                                                     | <b>стр.</b> |
| 1. Въсто введенія. . . . .                                                      | 3           |
| 2. Литературныя данныя о пограничныхъ образова-<br>ніяхъ у Polychaeta . . . . . | 3           |
| 3. Мои изслѣдованія пограничныхъ образованій .                                  | 7           |
| 4. Методы изслѣдованія .                                                        | 9           |
| 5. Матеріаль изслѣдованія. . . . .                                              | 11          |
| 6. Сем. Eunicidae. 1. N. geniculatus.                                           |             |
| Субэпителиальная пограничная перепонка .                                        | 11          |
| Субмускулярная . . . . .                                                        | 18          |
| Пограничныя образованія кольцевыхъ мышцъ . .                                    | 20          |
| "                "                нѣкоторыхъ частей целома.                     | 23          |
| "                "                продольной мускулатуры.                       | 23          |
| "                "                диссепиментовъ целома. .                      | 26          |
| "                "                мезентеріевъ .                                | 28          |
| "                "                вишечника                                     | 29          |
| Целотеліальная соединительная ткань                                             | 30          |
| Кровеносная система . . . . .                                                   | 31          |
| 2. E. siciliensis.                                                              |             |
| Субэпителиальная пограничная перепонка . .                                      | 45          |
| Пограничныя образованія брюшной цѣпочки                                         | 46          |
| "                "                покровнаго эпителія                           | 46          |
| "                "                кольцевыхъ мышцъ                              | 48          |
| Субмускулярная пограничная перепонка .                                          | 49          |
| Пограничныя образованія продольныхъ мышцъ..                                     | 50          |
| Диссепиментальныя мышцы .                                                       | 51          |
| Кровеносная система                                                             | 52          |

### III

|                                                   |       |
|---------------------------------------------------|-------|
| 2. Мезенхима и пограничныя образования турбелля-  |       |
| рій . . . . .                                     | . 146 |
| 3. Опорныя образования Coelenterata . . . .       | . 156 |
| Опорныя образования гидроидныхъ полиповъ          | . 156 |
| „ „ гидромедузъ                                   | . 160 |
| Галлертная ткань сцифомедузъ                      | . 165 |
| Субумбреллярная галлерта .                        | . 166 |
| Эксумбреллярная галлерта . . .                    | . 169 |
| Ея пограничныя перепонки                          | . 169 |
| Волокнистыя образования.                          | . 171 |
| Клѣточные элементы . . . .                        | . 178 |
| Характеристика опорныхъ образований медузъ        | . 180 |
| Происхождение опорныхъ образований Hydro—и        |       |
| Scyphozoa . . . . .                               | . 182 |
| Мезоглея Anthozoa . . . . .                       | . 189 |
| Характеристика опорныхъ образований Coelenterata. | . 201 |
| 4. Опорныя образования Coelenterata какъ ткань.   | . 202 |
| 5. Понятіе о тканяхъ клѣточныхъ и неклѣточныхъ.   | . 208 |
| Опредѣленіе ткани . . . . .                       | . 209 |
| 6. Морфологія ткани основного вещества .          | . 209 |
| Турбелляріи                                       | . 209 |
| Немертины                                         | . 212 |
| Annelides .                                       | . 215 |
| Arthropoda                                        | . 217 |
| Enteropneusta . . . . .                           | . 218 |
| Соединительная ткань Vertebrata . . . .           | . 219 |
| 7. Единство ткани основного вещества у Metazoa    | . 219 |
| III. Теоретическія соображенія . . . . .          | . 221 |
| 1. Происхождение неклѣточной галлерты             | . 221 |
| Гастрей . . . . .                                 | . 222 |
| Происхождение гастреи                             | . 225 |
| Бластей . . . . .                                 | . 226 |
| Галлерта Protozoa . . . . .                       | . 227 |
| 2. Значеніе галлерты въ животномъ царствѣ         | . 227 |
| Ея филогенетическое единство и морфологическое    |       |
| и физиологическое разнообразіе                    | . 228 |
| Ея эмбриональное развитіе . . . . .               | . 228 |
| 3. Неклѣточная галлерта, какъ зародышевый пластъ. | . 229 |

## IV

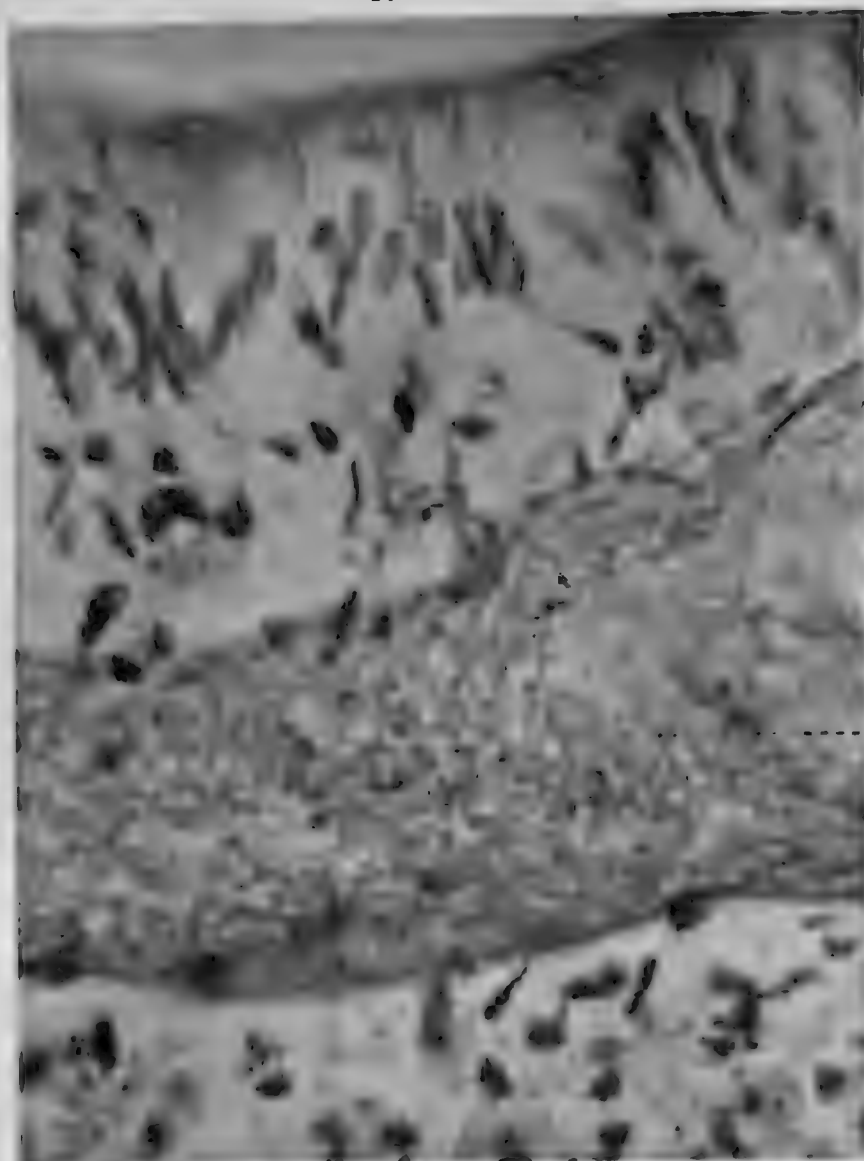
|                                                                       |     |
|-----------------------------------------------------------------------|-----|
| 4. Парабласть и учение о мезодермѣ . . . .                            | 232 |
| 5. Парабласть съ точки зрѣнія органогенеза . . . .                    | 236 |
| Происхожденіе кровеносной системы . . . . .                           | 237 |
| Взгляды W. His'a и W. Waldeyer'a и учение о па-<br>рабласти . . . . . | 247 |
| Заключительныя строки . . . . .                                       | 249 |

---

|                                |     |
|--------------------------------|-----|
| Литература . . . . .           | 250 |
| Объясненіе рисунковъ . . . . . | 264 |



1.



ep

egm

ep

2.



gf

3.



4.



dep

dgm

dvm

mvg

vg

sm

bk

egm1

mgm

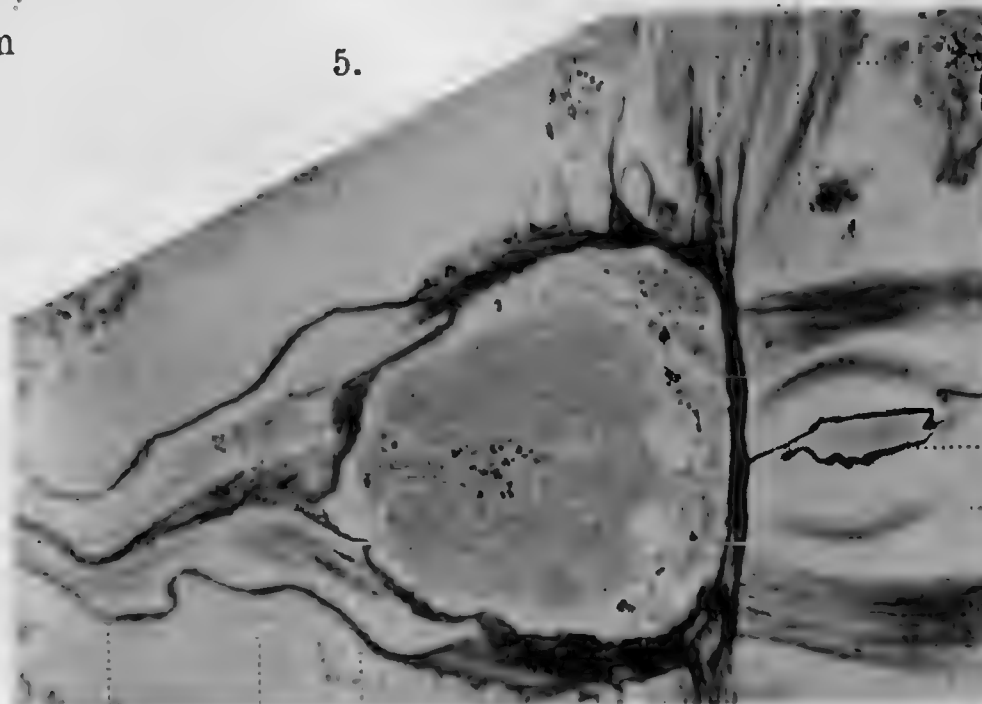
lm

bkm

ep

egm

5.



gm

egm1

vm

lm

rm

vm

vg

mvg

dvm

mgm

bkm

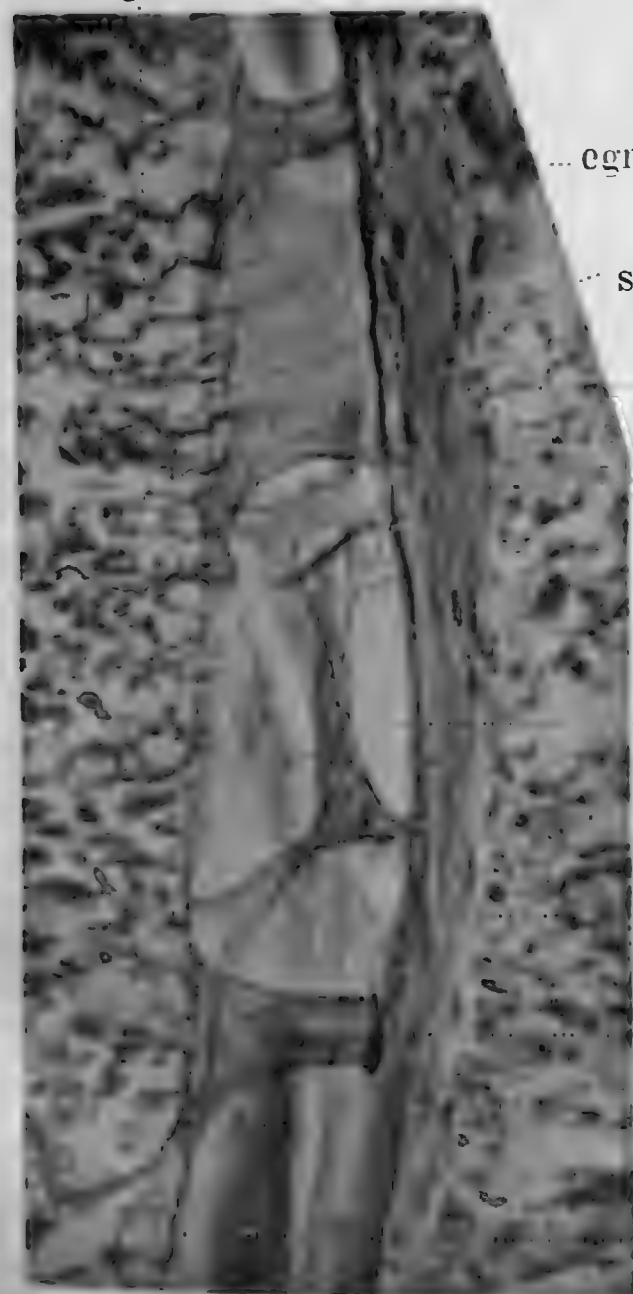
bk

gs

gf

vg

lm gf 7.



egm

sn

rgm

ep

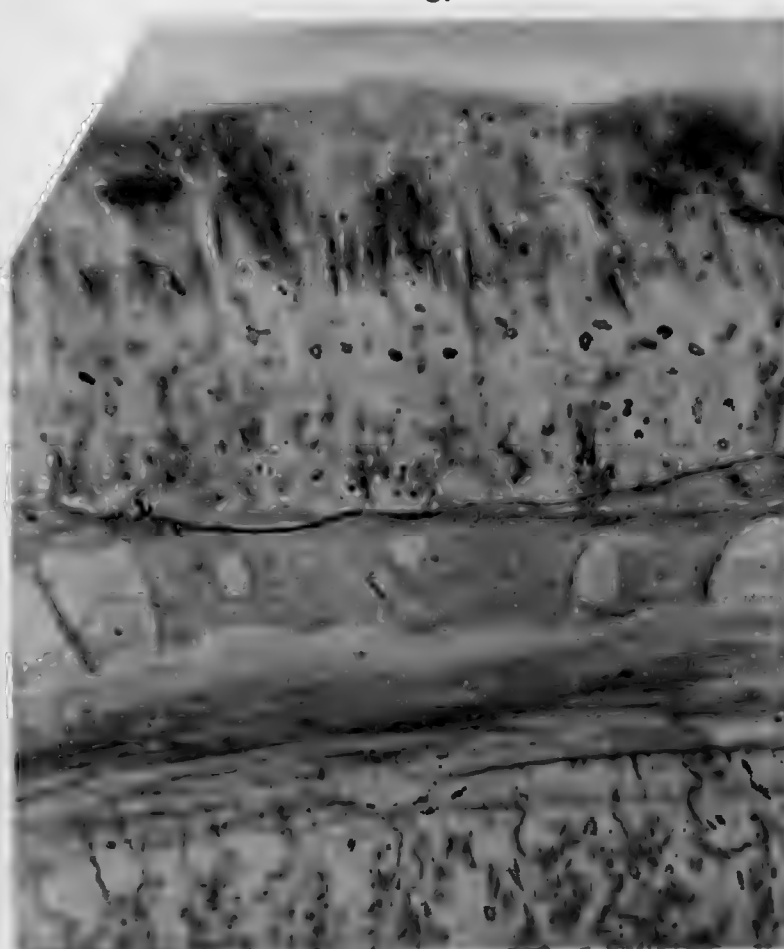
gs1

rm

gl

mgm

8.



mgm

rm

egm1

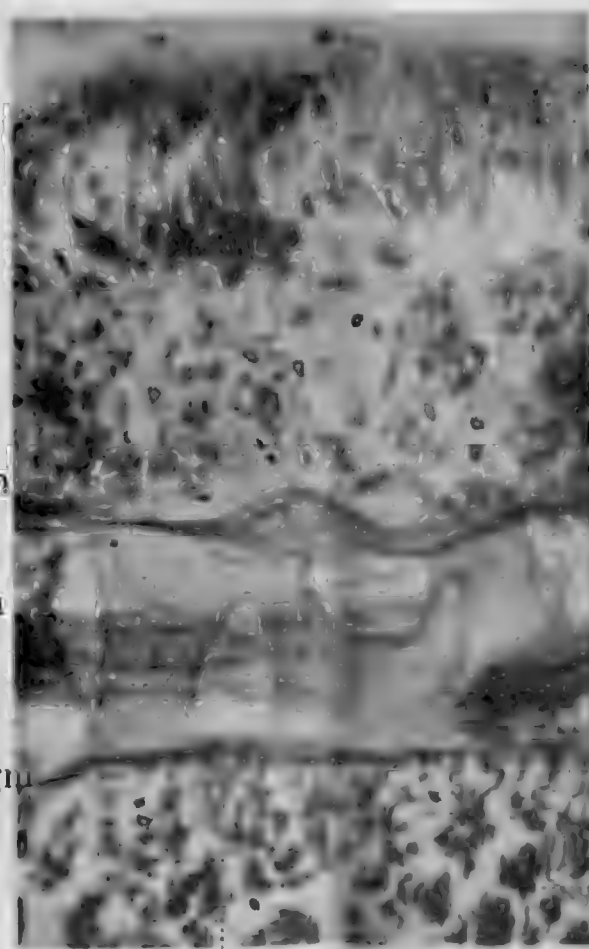
gs

bk

lm

gf

9.



egm

rgm

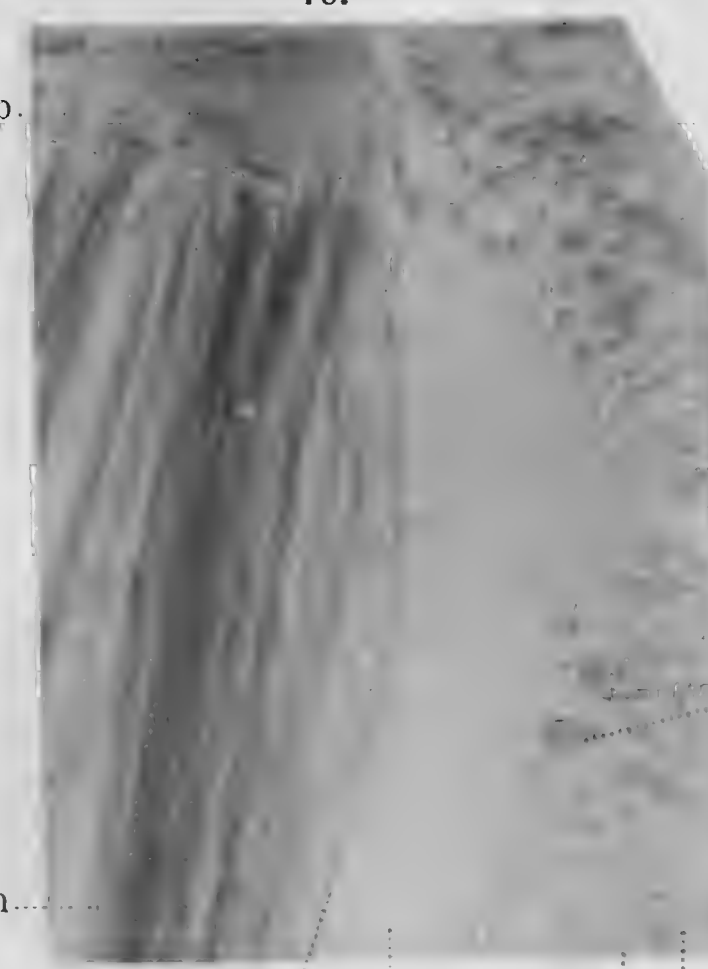
rm

mgm

lm

gf

10.



dsp

ep

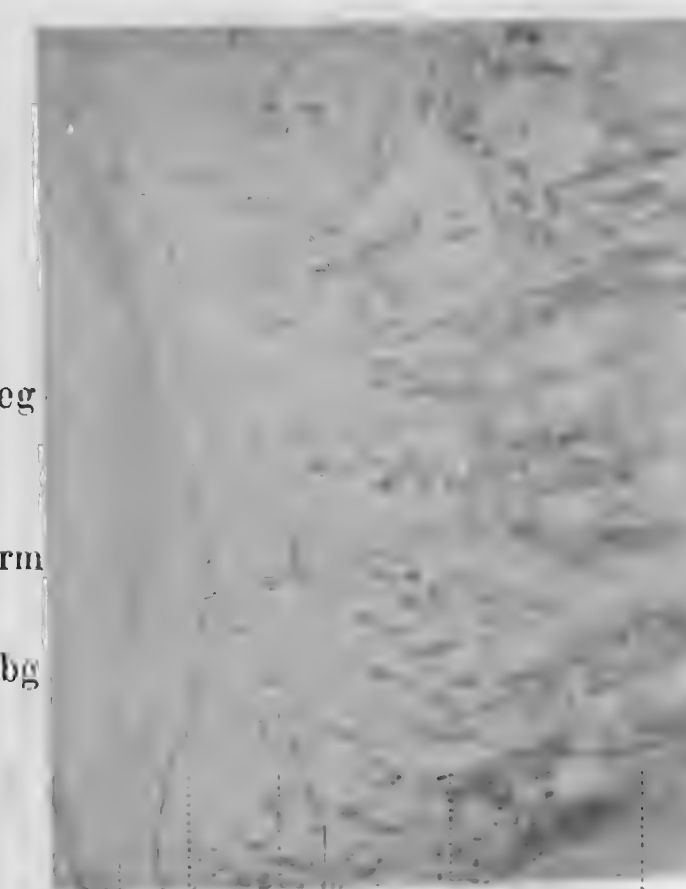
mgm

rmc

egm

ep

11.



eg

rm

bg

lm

mgm

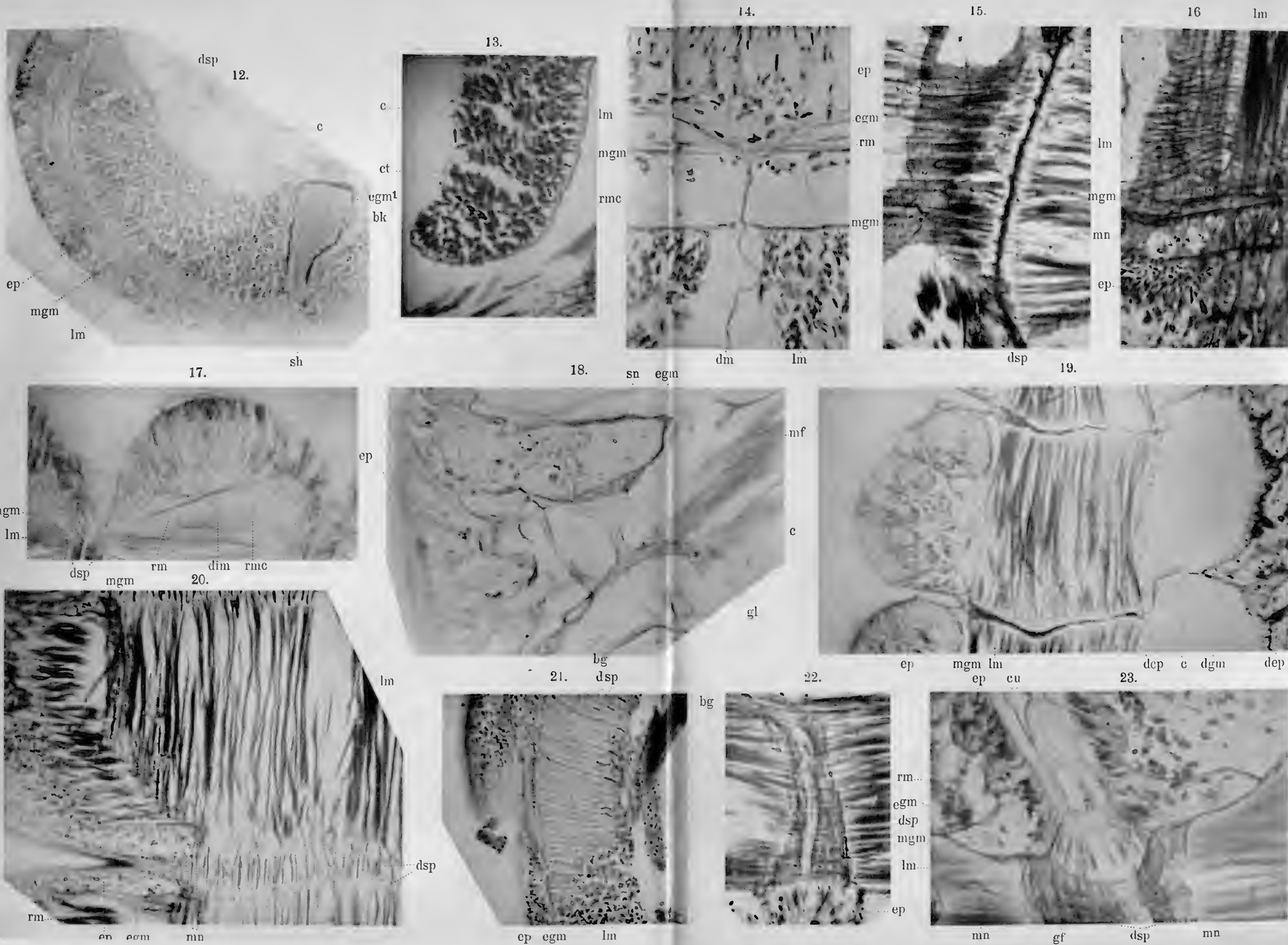
ef

egm

rm

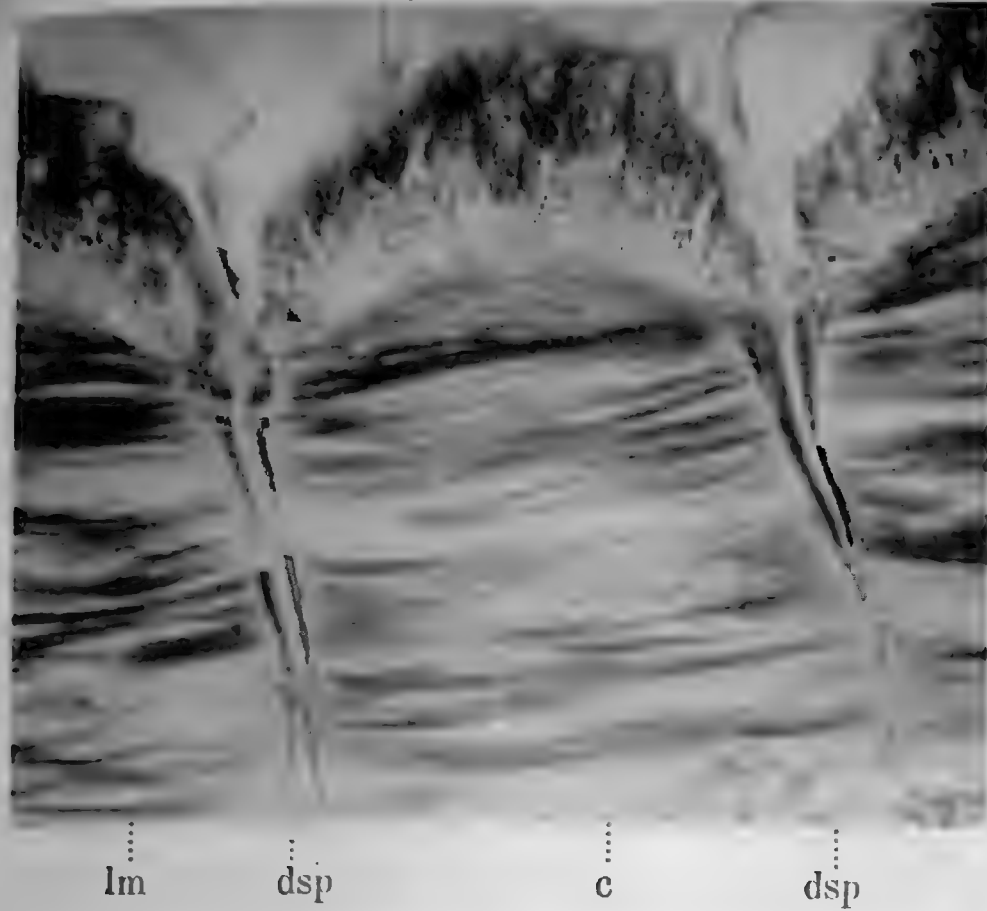
ep



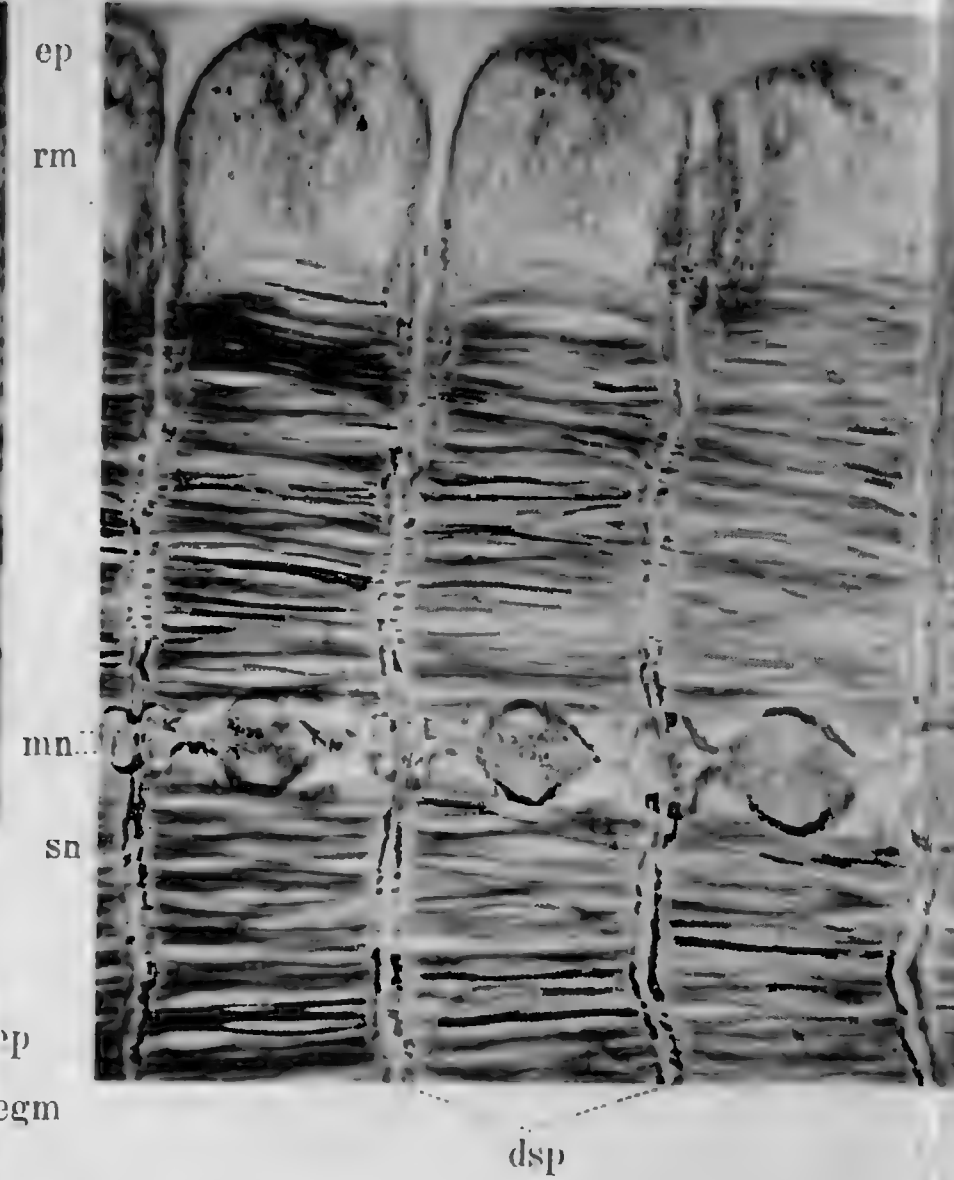




rne 24. sn mgm



25.



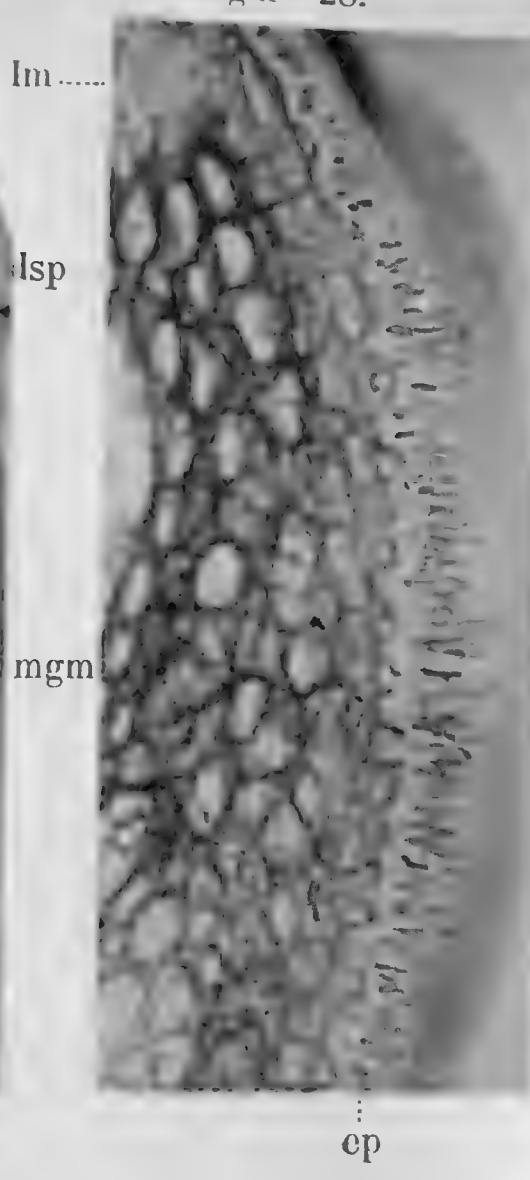
26.



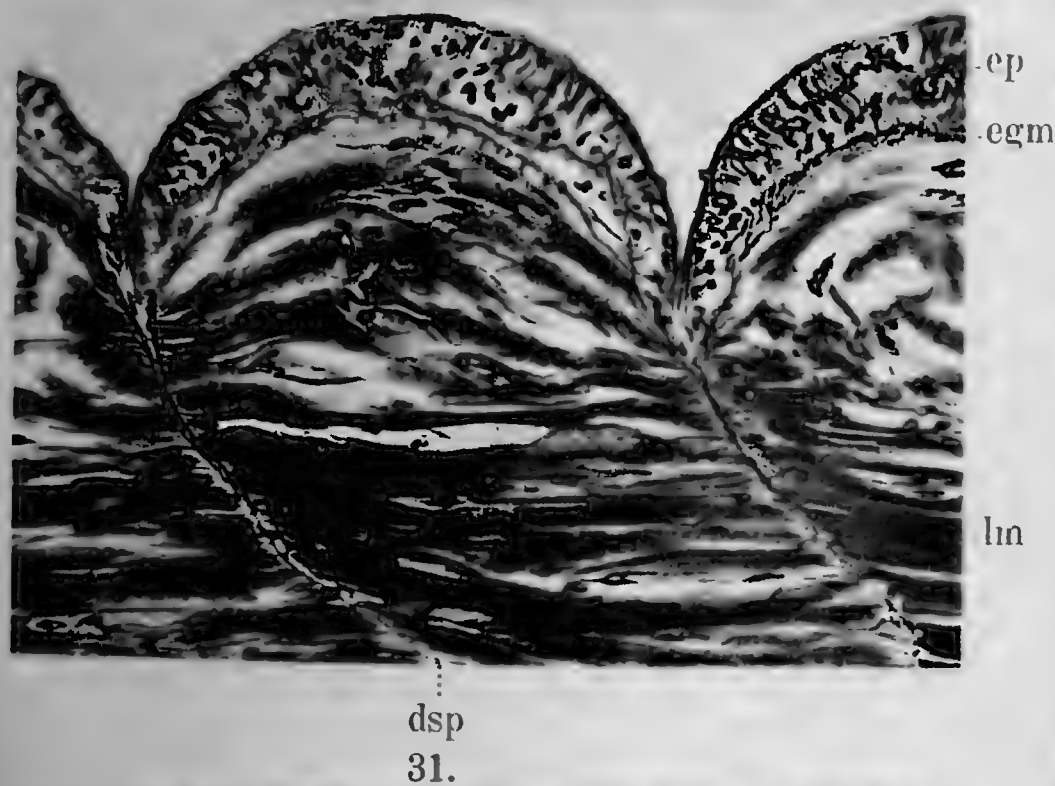
27.



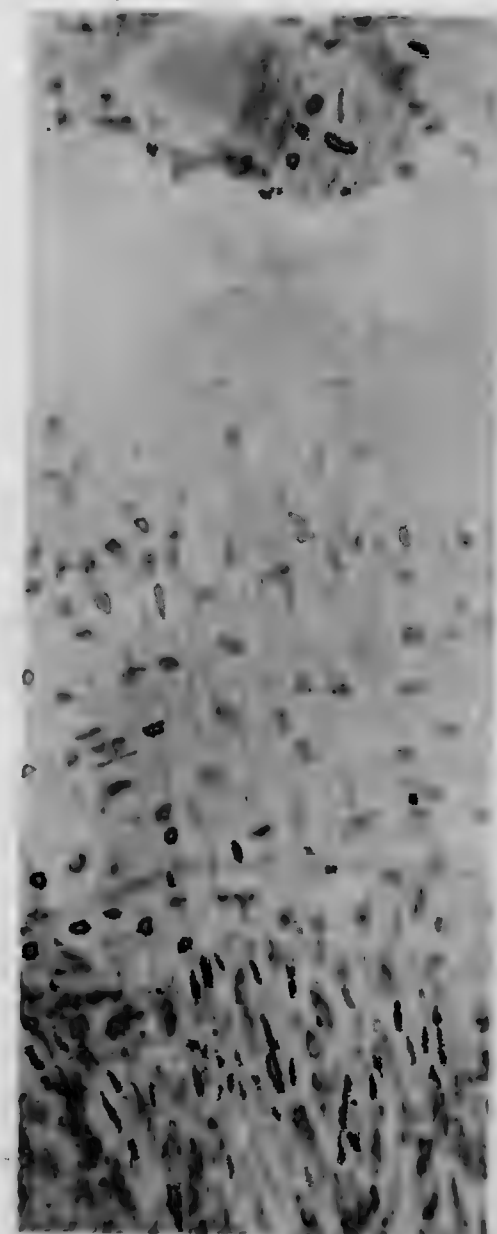
egm 28.



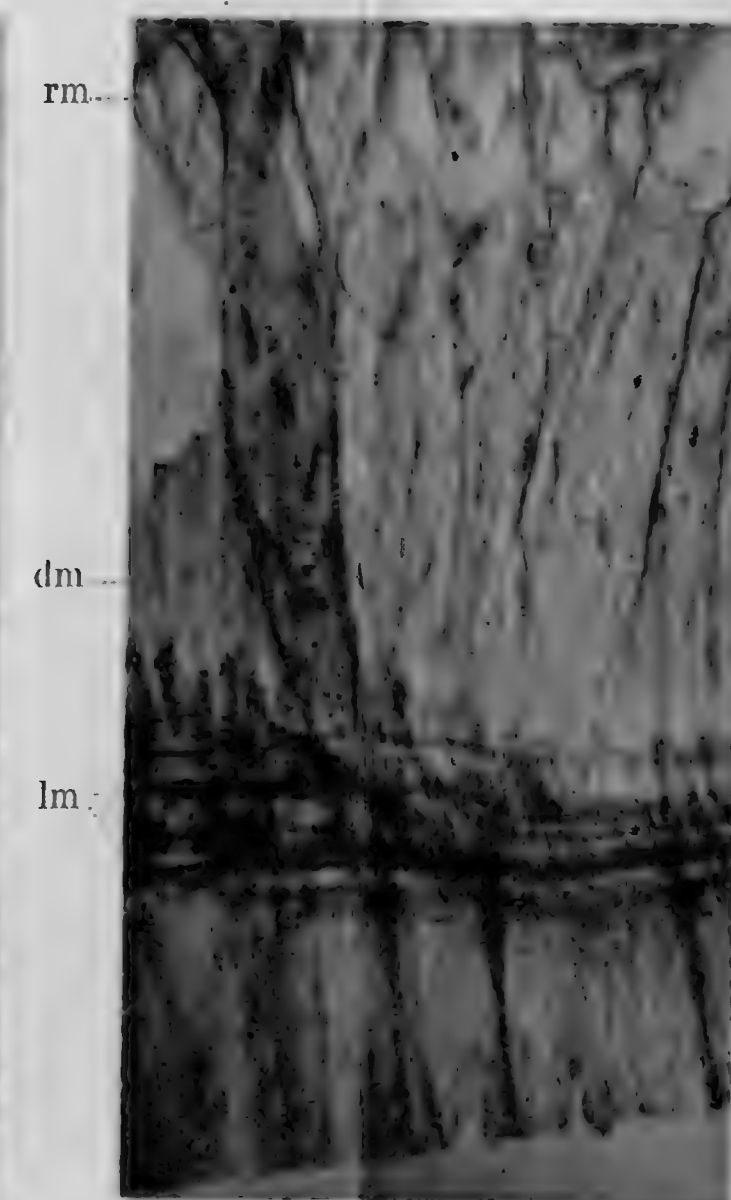
29.



bg 30.



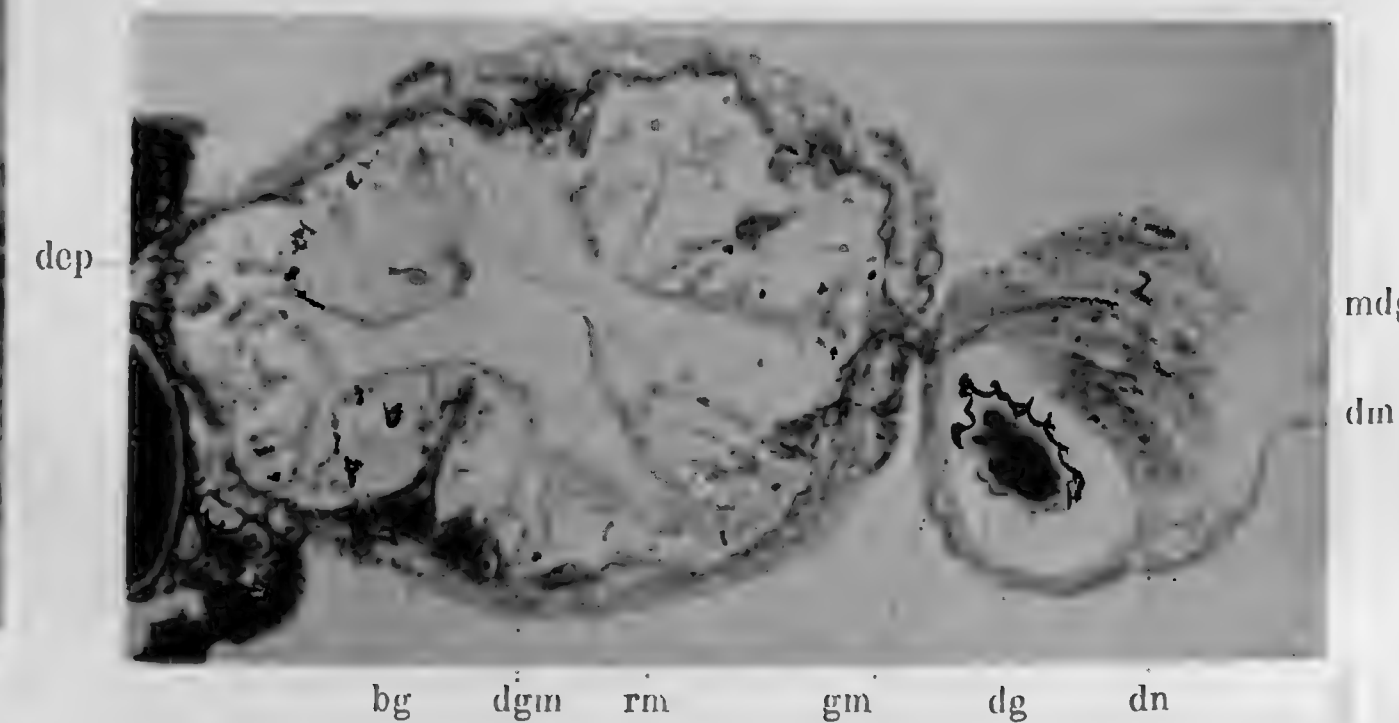
sn 32.



33.

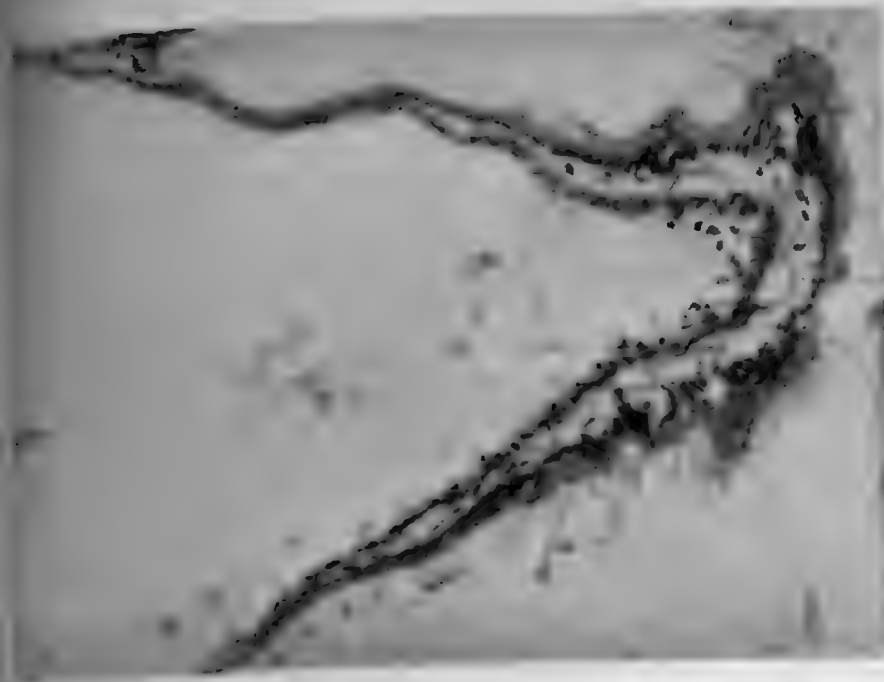


34.





35.



bg

37

dgm



38

am



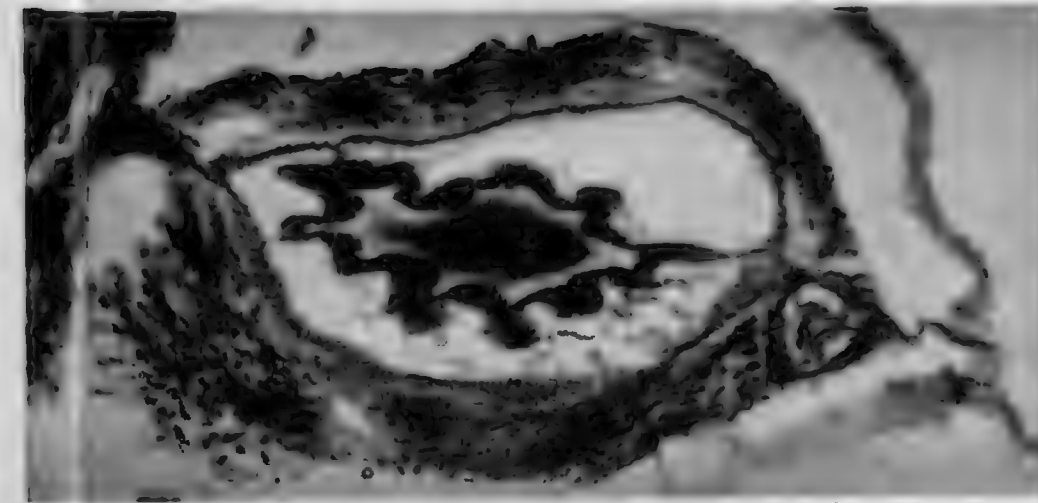
39.

am



41.

am dsp dsp

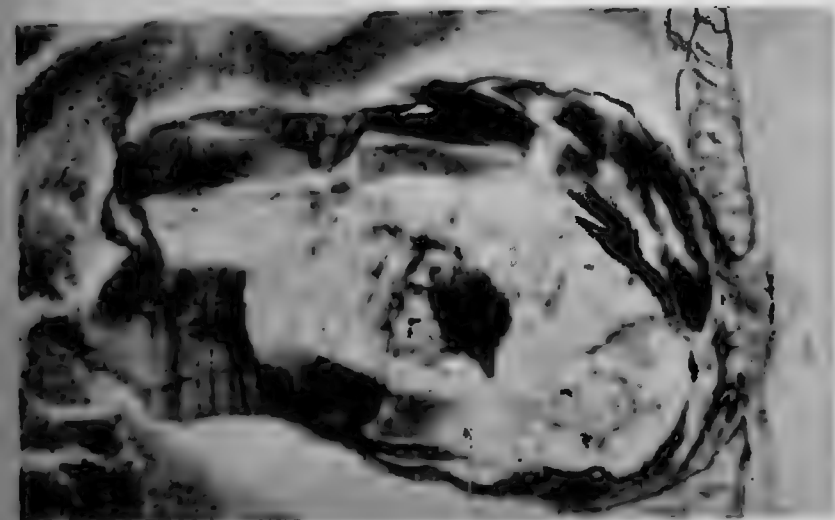


42. bg dsd



36.

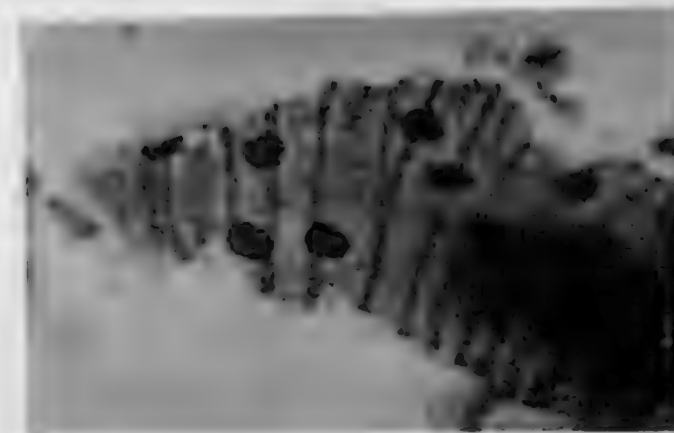
rm



dep rm 40.



44.



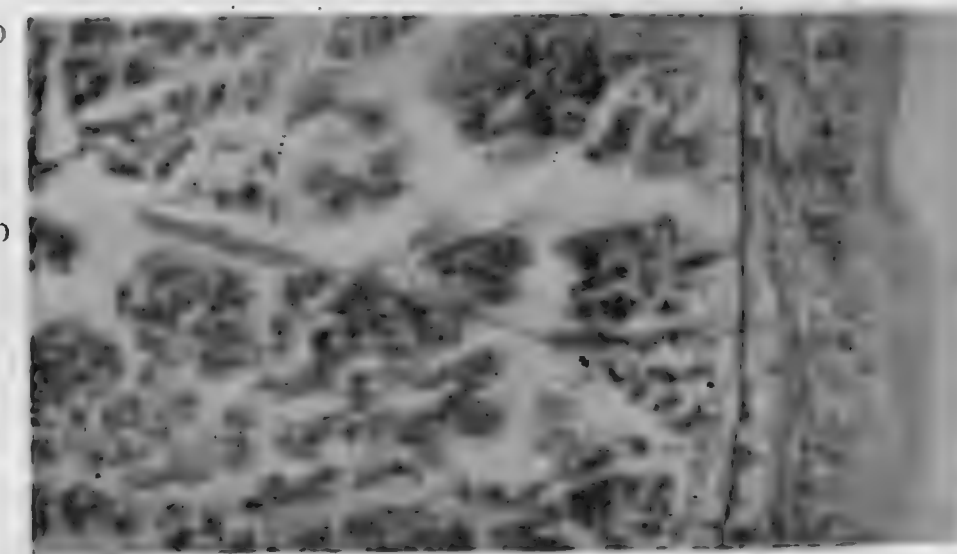
lm bg

46.

gf

mgm

ep

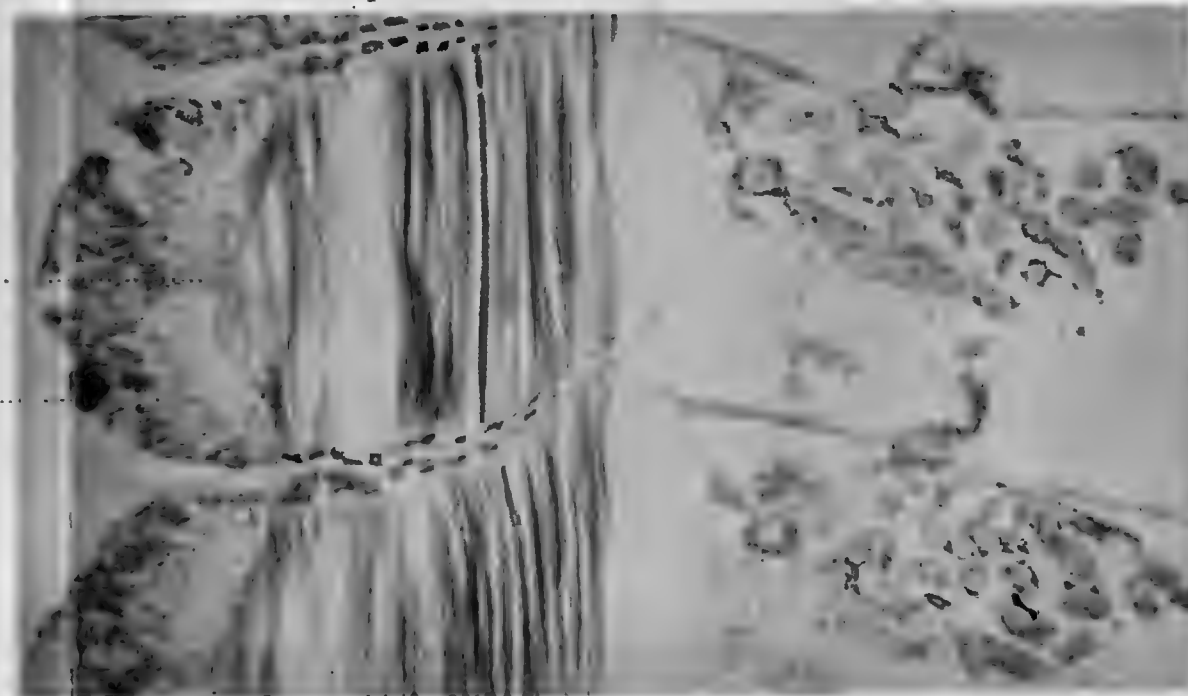


dm

sn

rm

bg



ep

mgm lm

ep

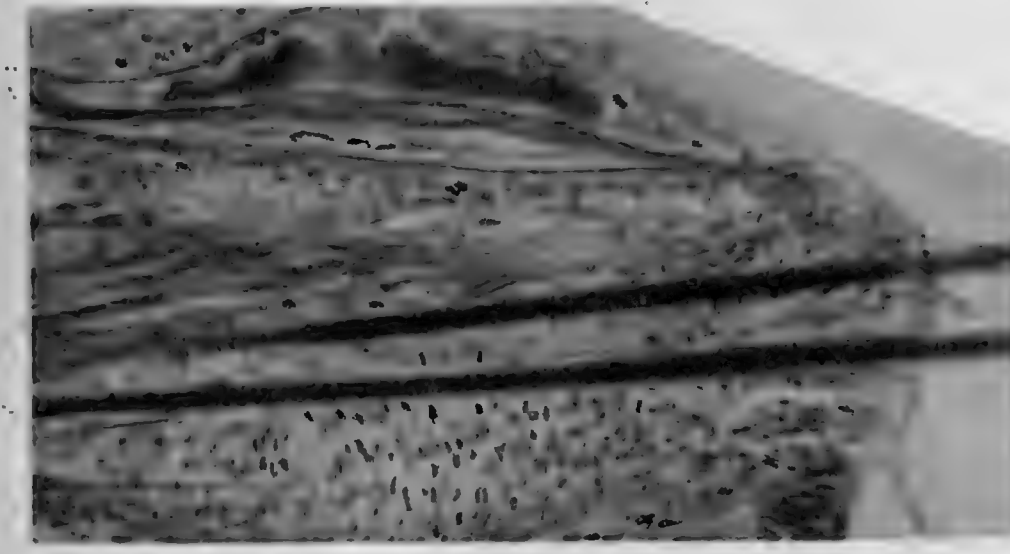
47.

ns

bg

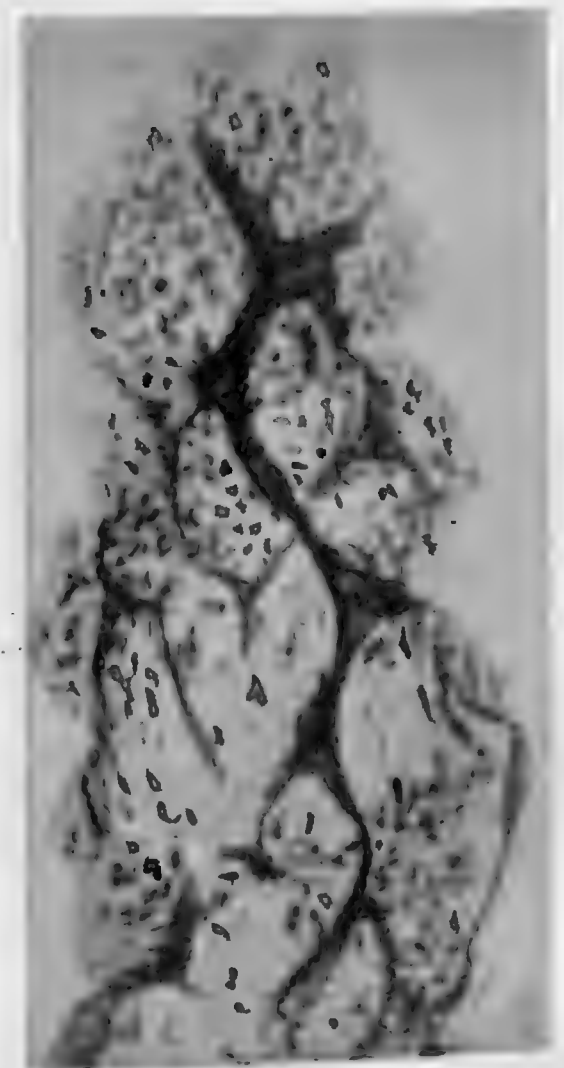
egm

bs



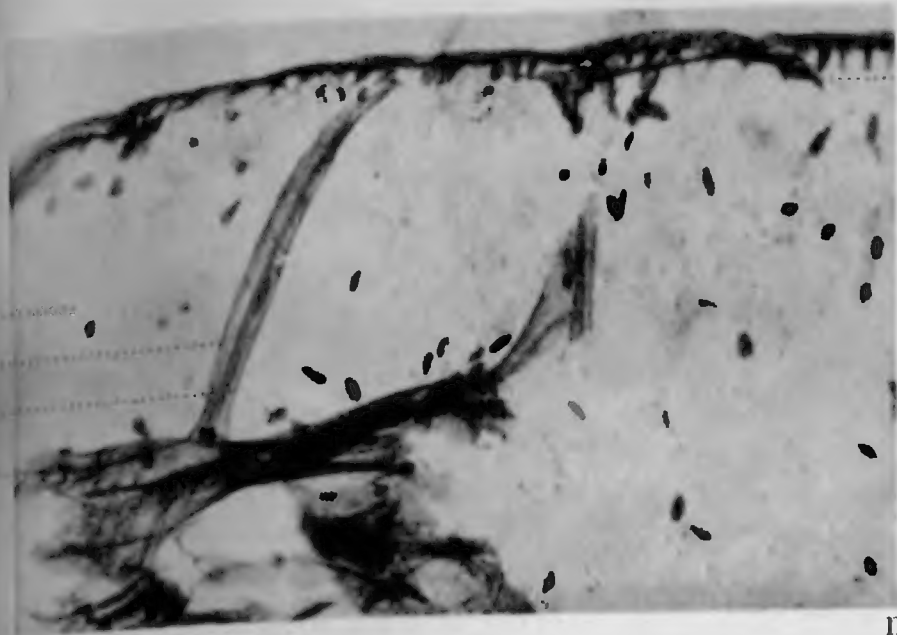
ep ck

48.

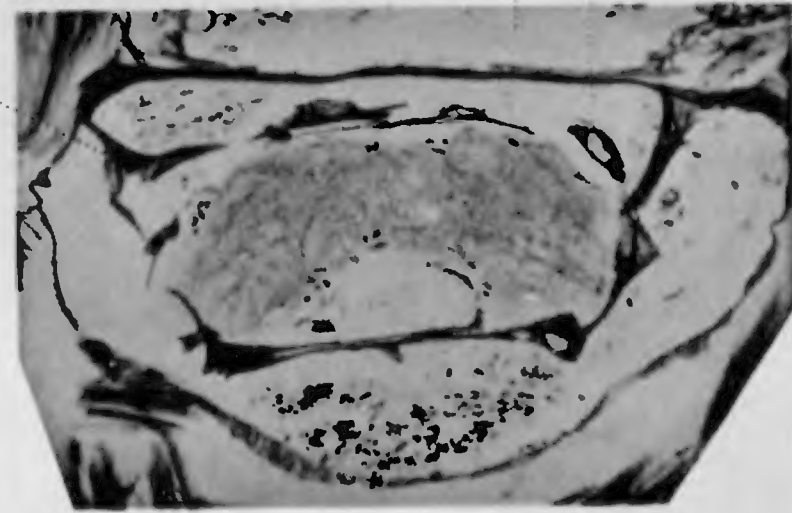




49.



50. c bg



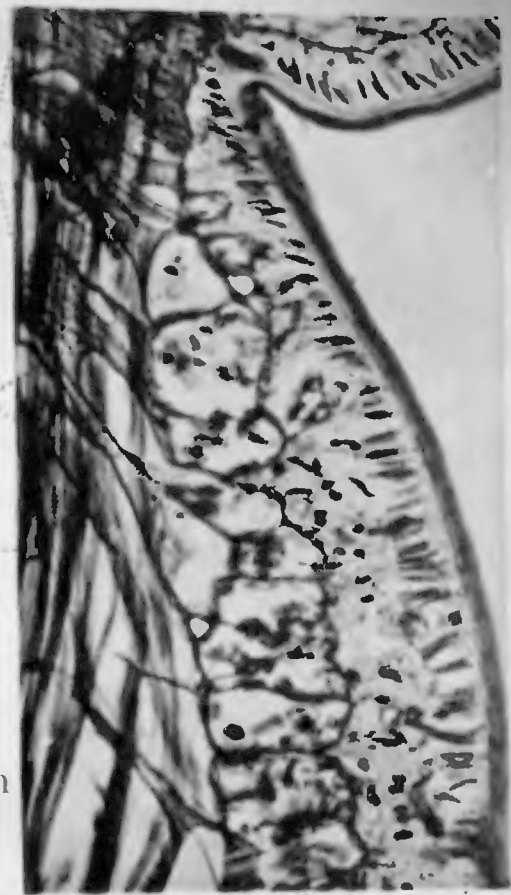
egm1

ep cu 51.



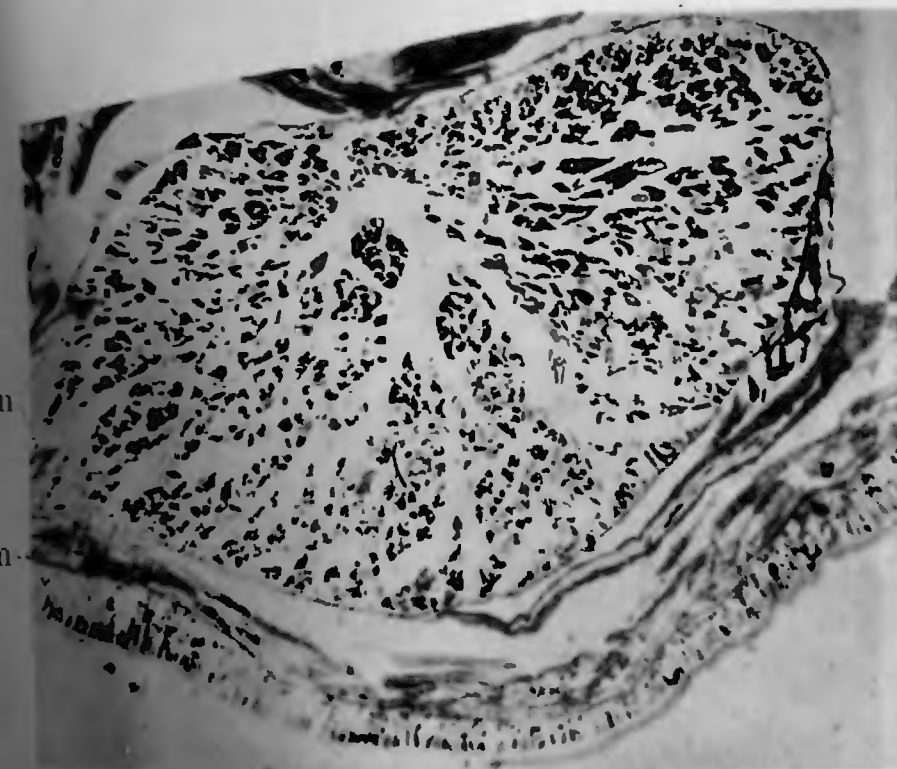
ck rm

52.

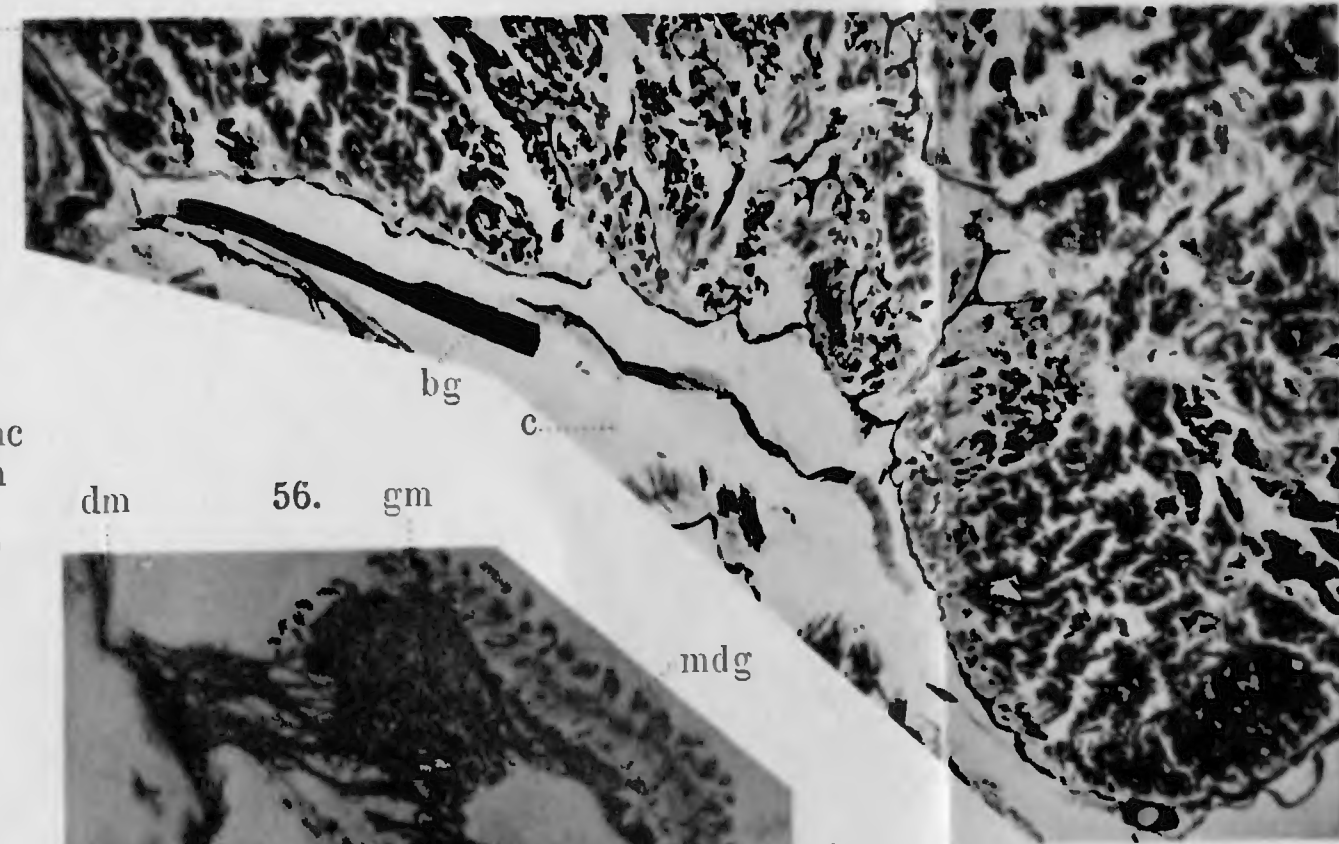


53.

mgm



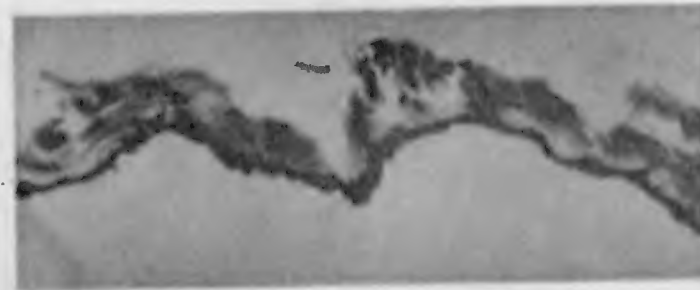
mgm



54.

gf

55.



57.

mgm rm egm ep

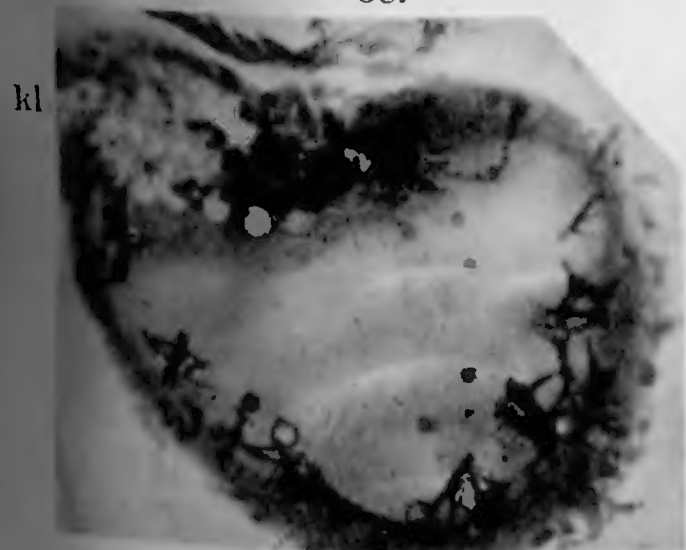


58.

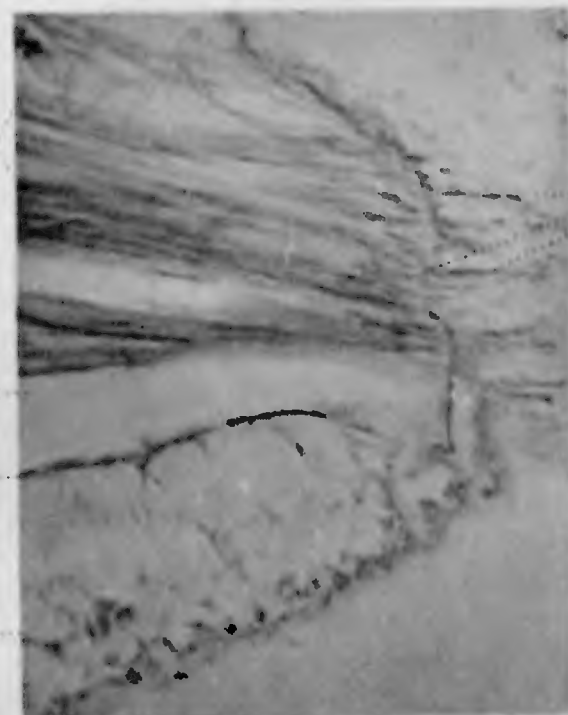
60.

61.

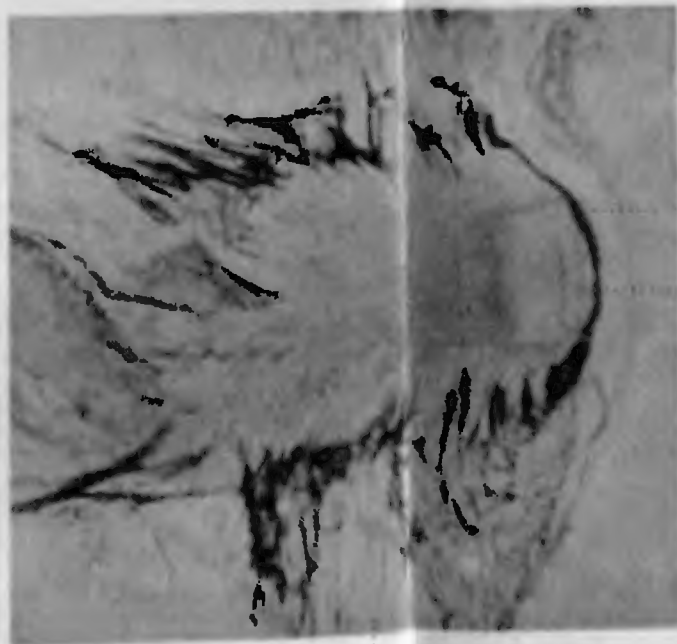
62.



mf



gf

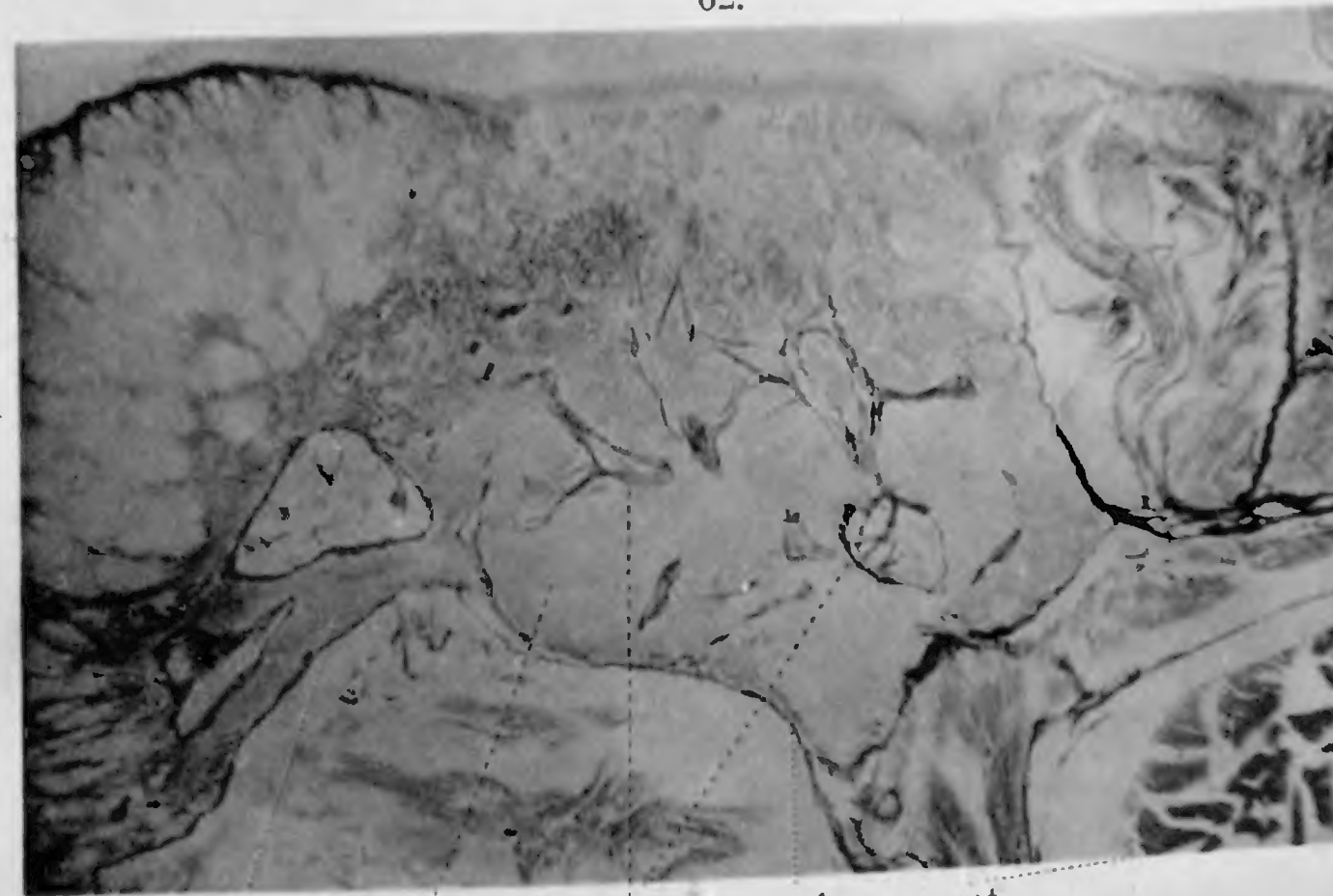


ep

egm

bs

mf



egm

sn

c

og

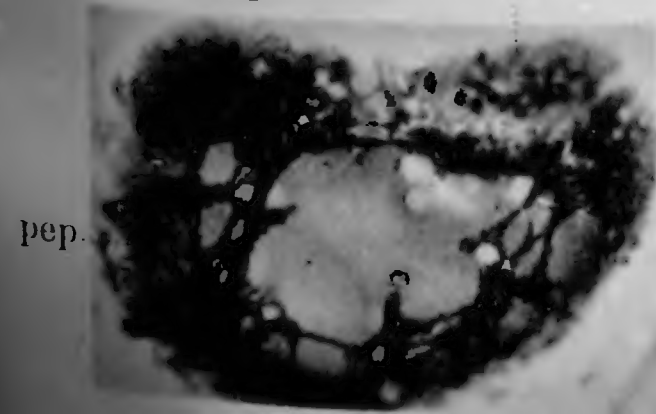
ck

egm1

mf

per 59.

kl



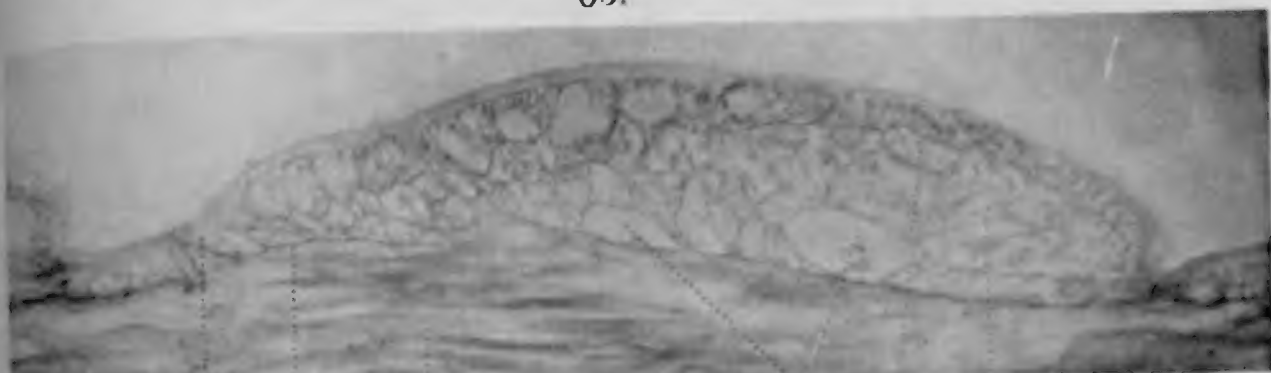
c

egm

ep

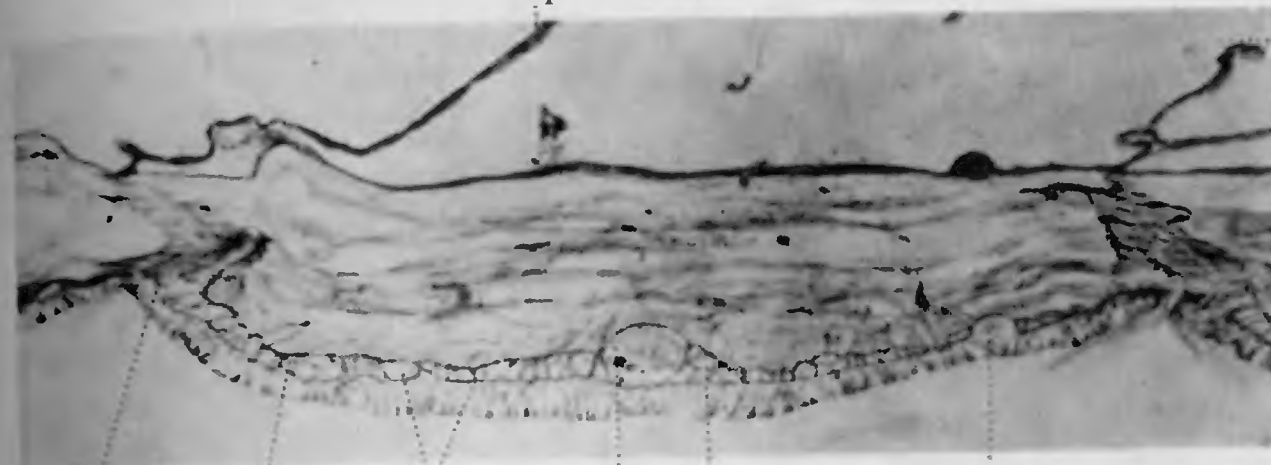


63.



ep mgm lm rmc egm rm

dsp 66.



mn mgm rm sn rmc mn lm 69.

sn

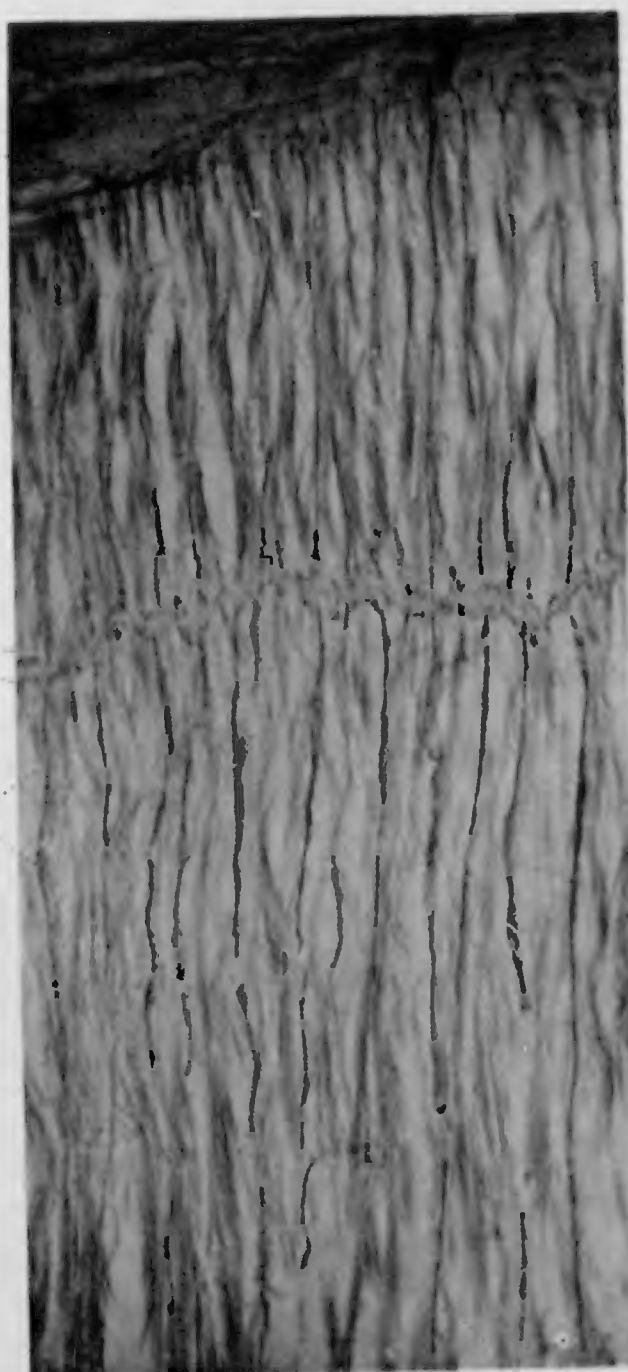
es

dsp

lm

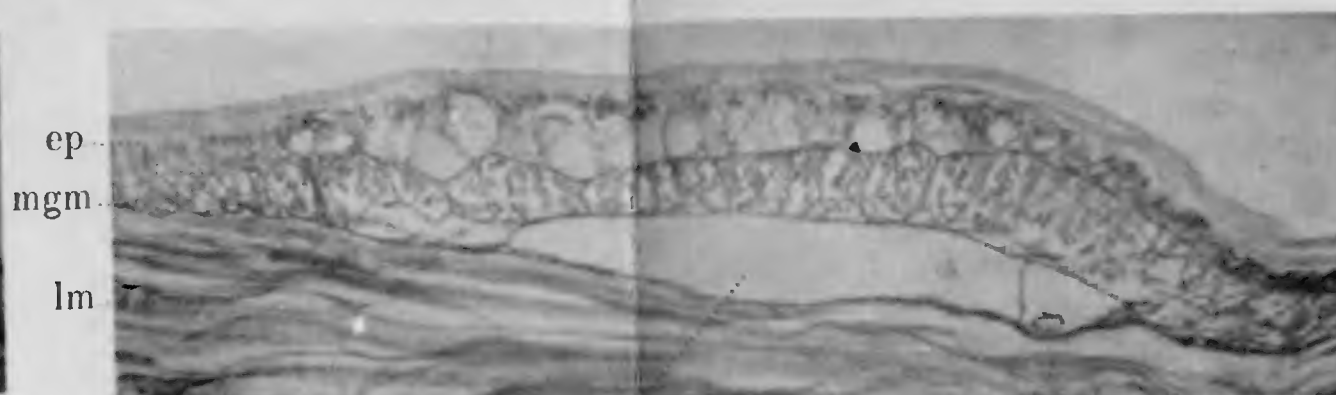
74. dep dgm

ct



gl

64.

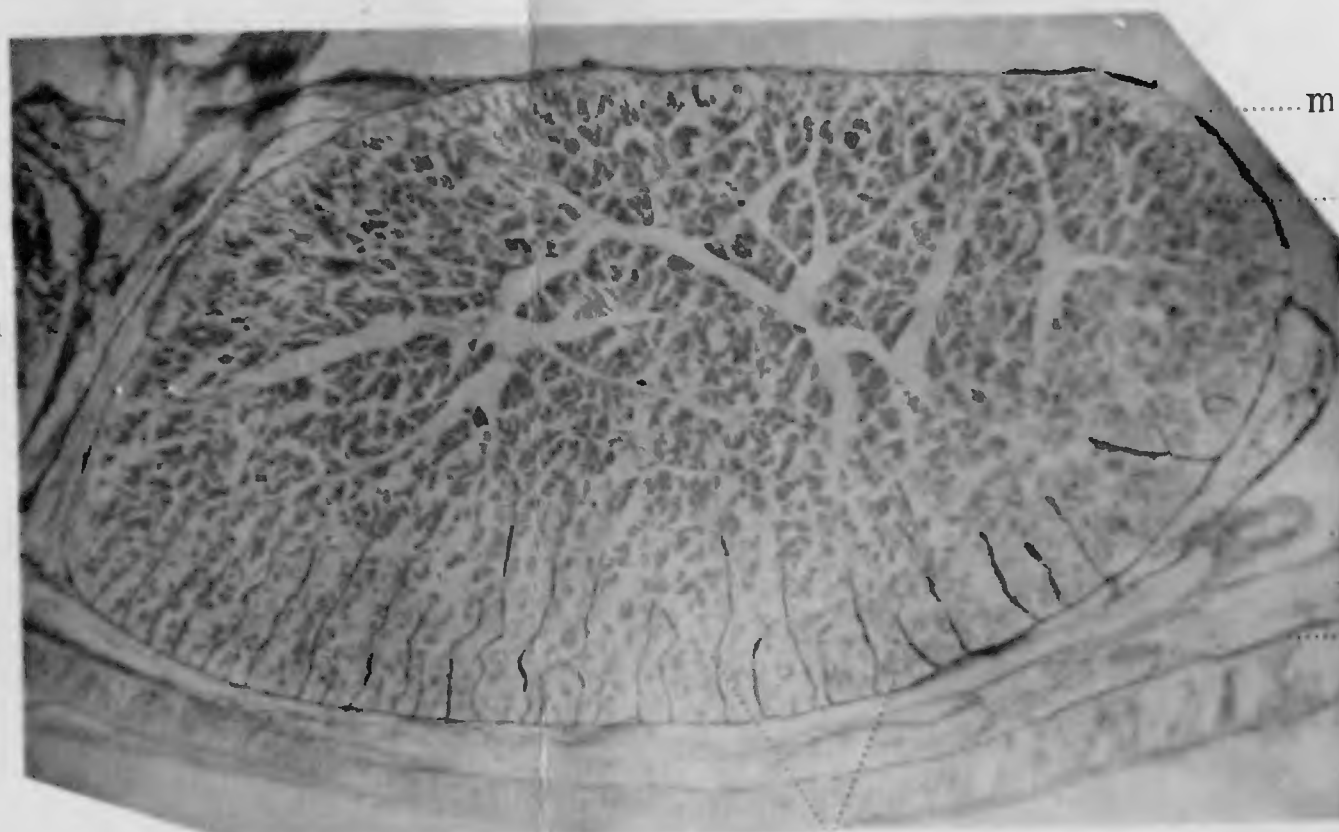


ep  
mgm  
lm

rnc

bg

67.



71.

c

gl

rm

lm

72.

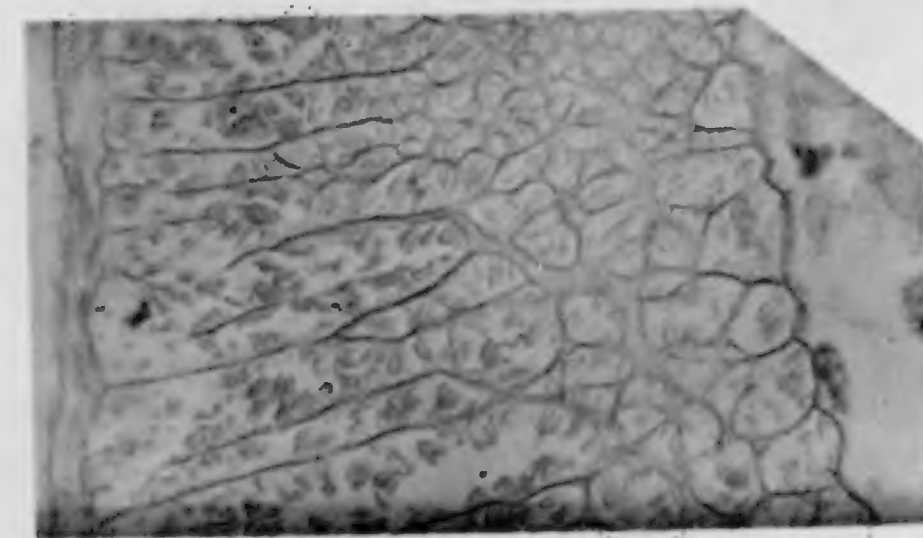
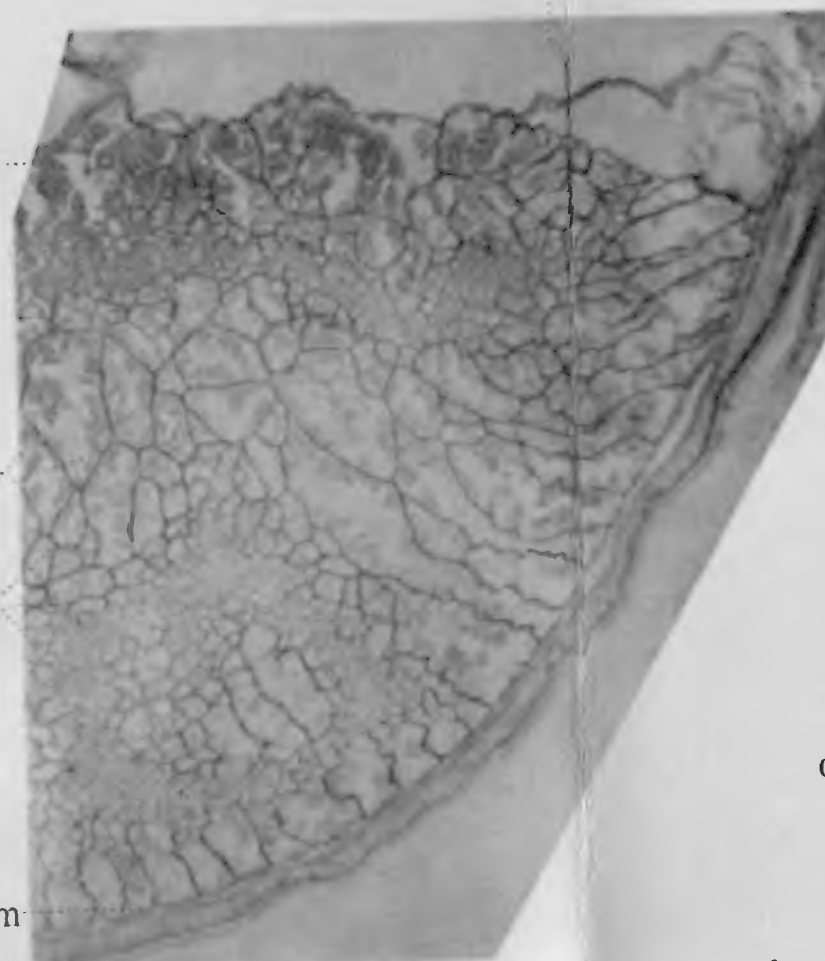
mgm

lm

dsp

egm

ep



mgm

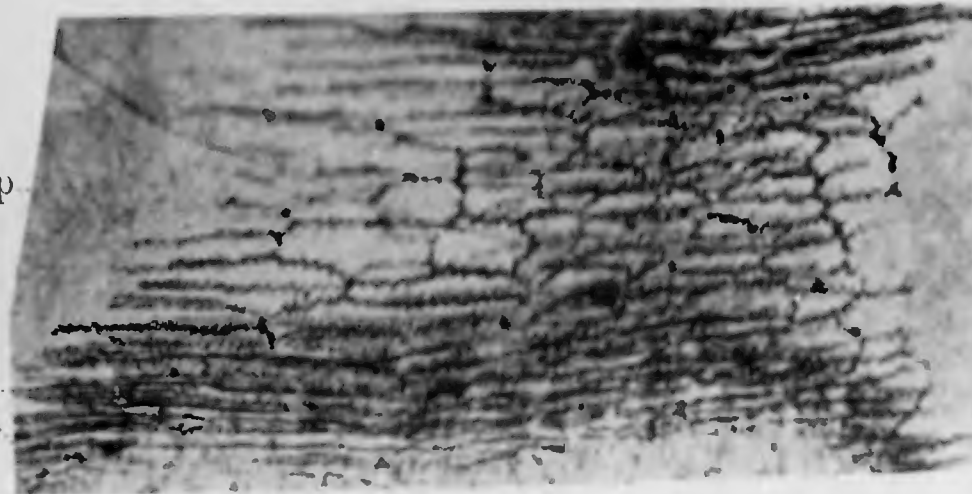
75.

dsp

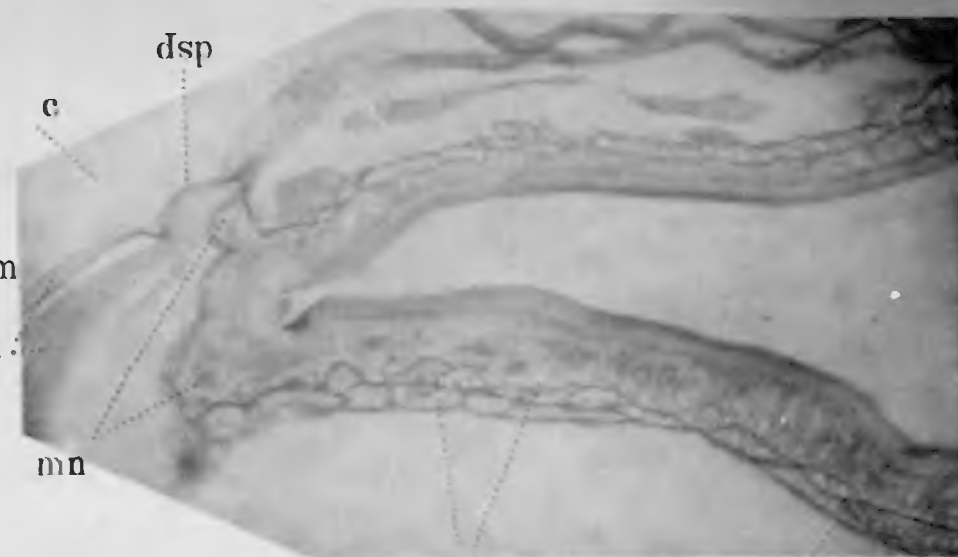
mgm

dep

dgm



65.



egm  
rm  
sm

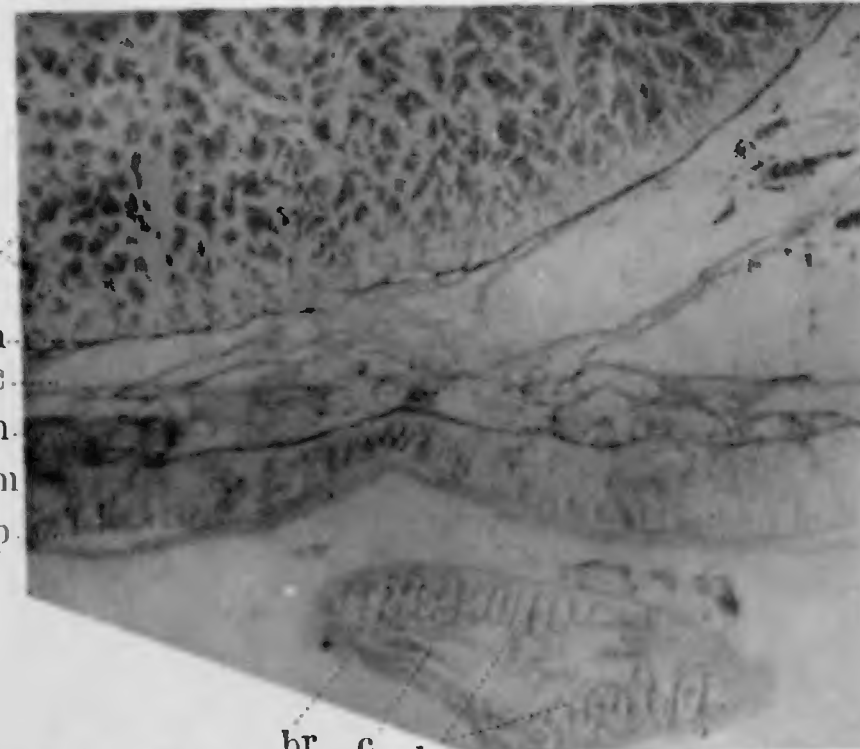
mn

rm

68.

ep

cu



lm

mgm

rmc

rm

egm

ep

br

c

bg

dgm 73. dep

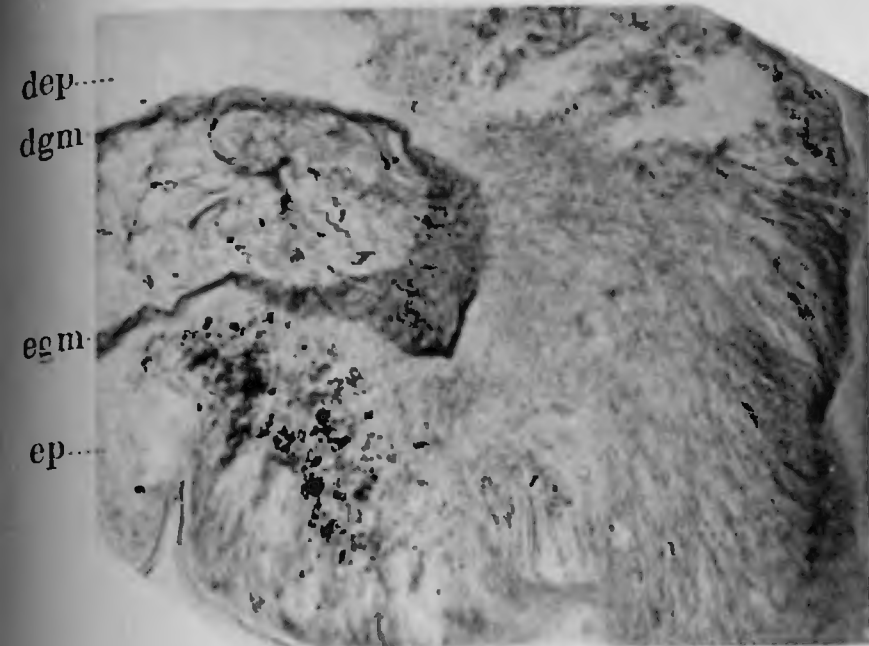
rm

ct

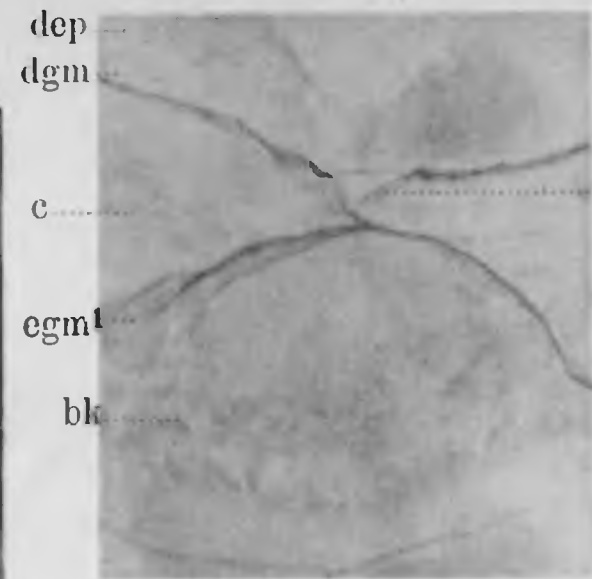




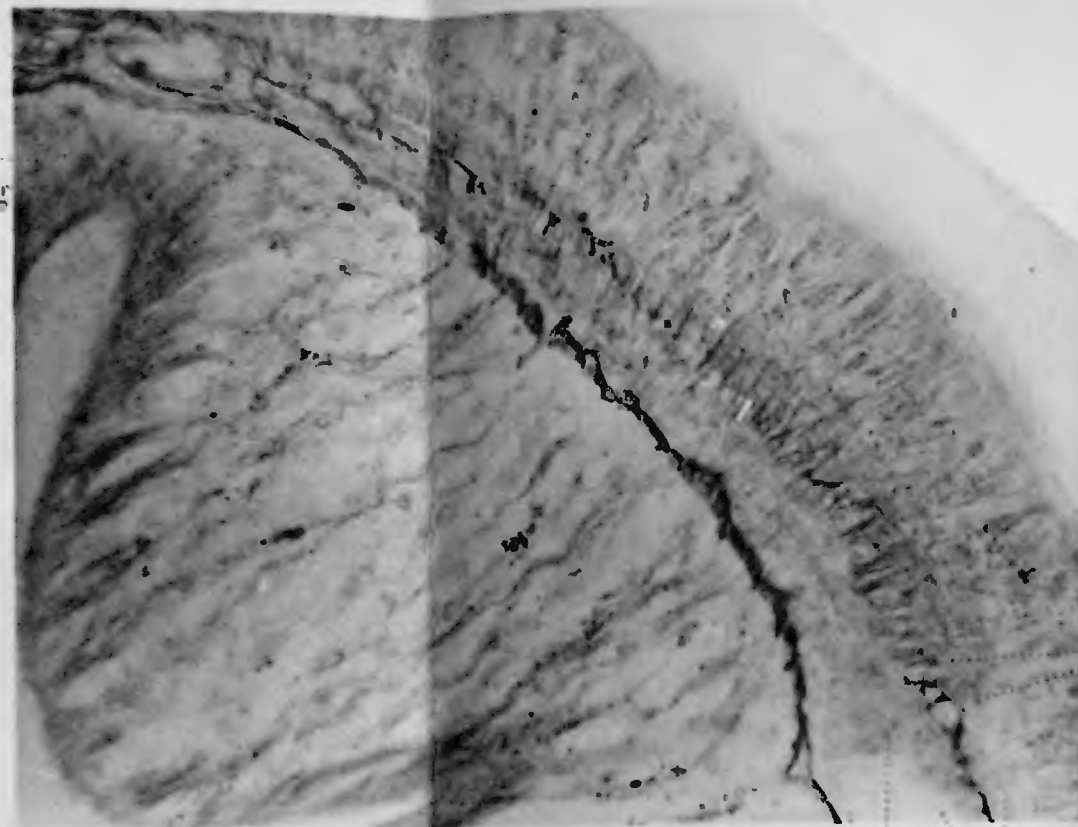
76.



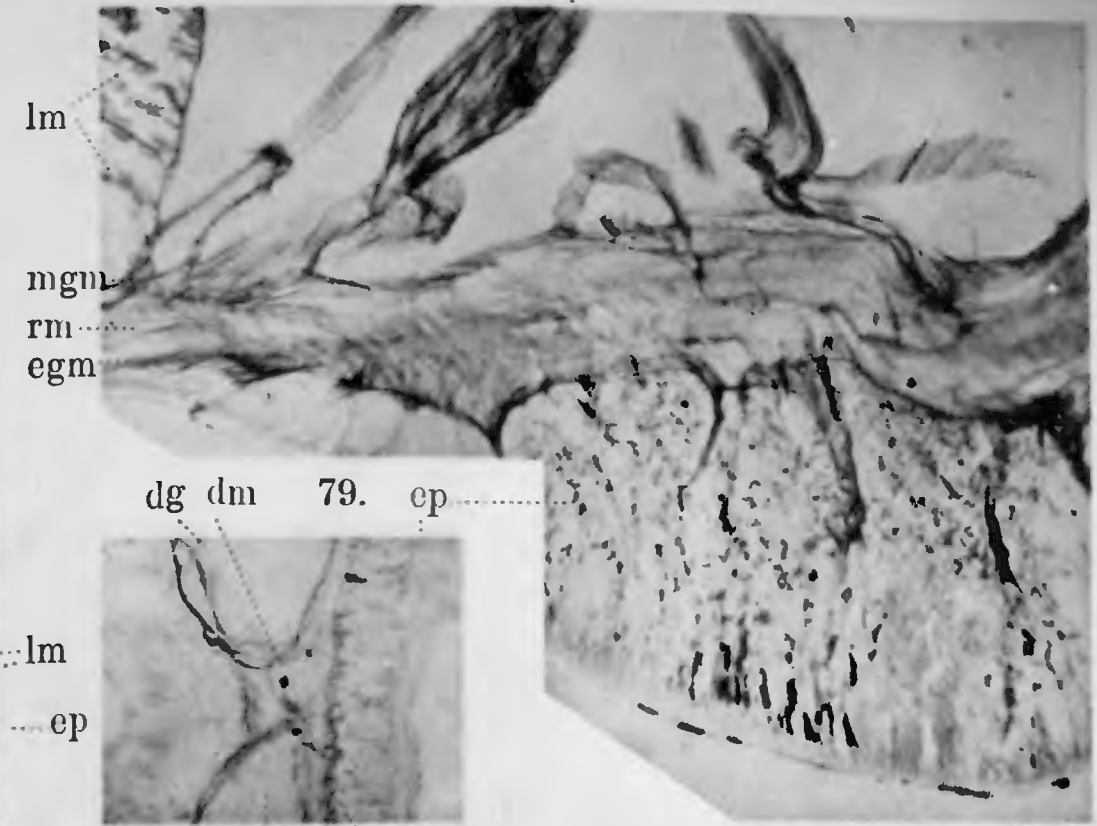
77.



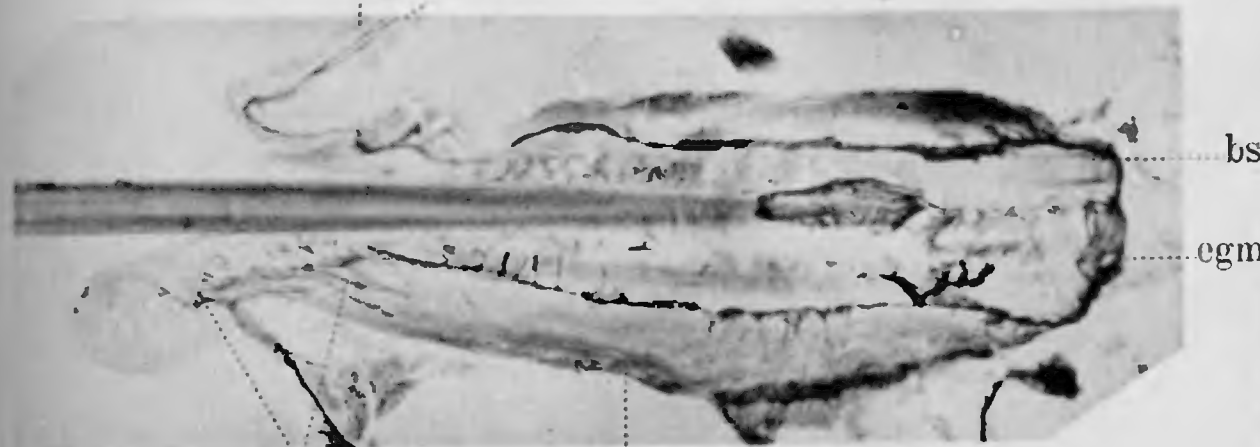
78.



mf 80.



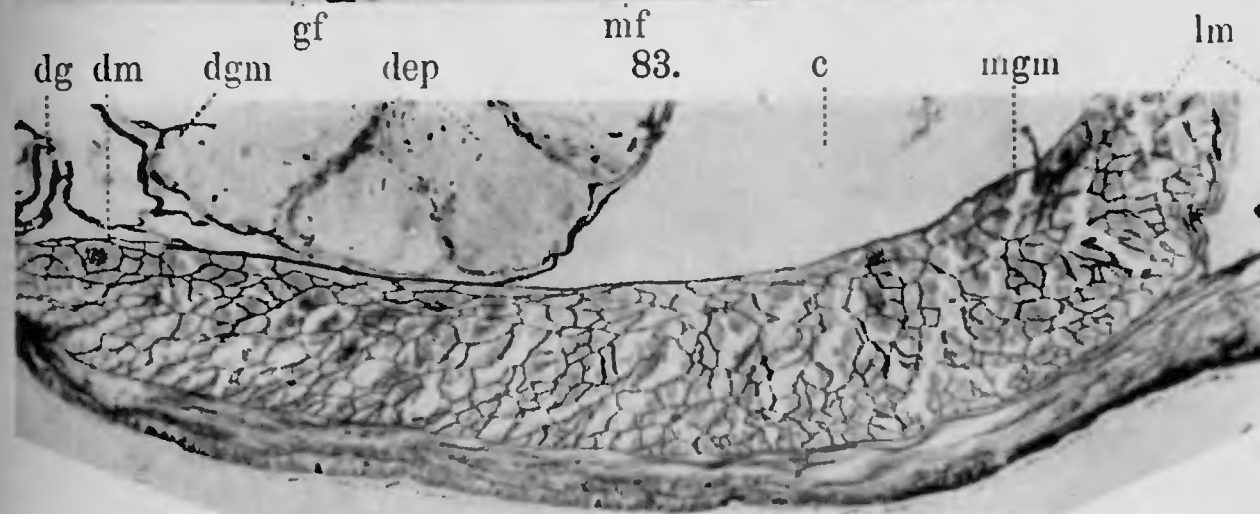
ep egm 81.



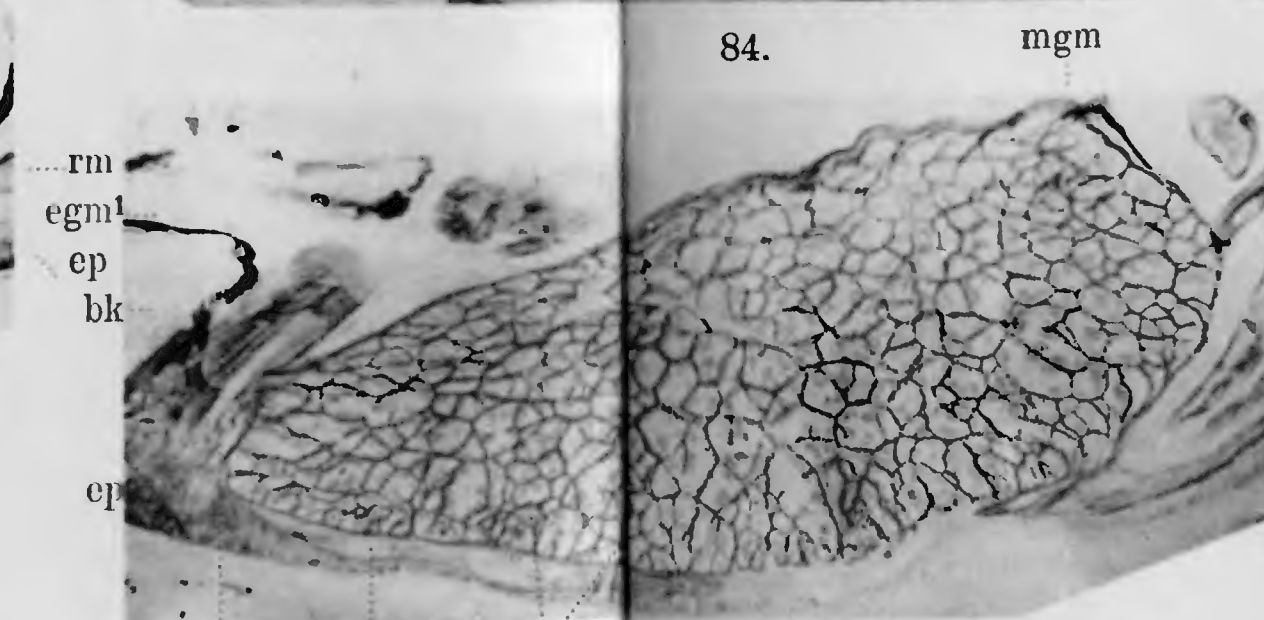
82a.



82b.



84.



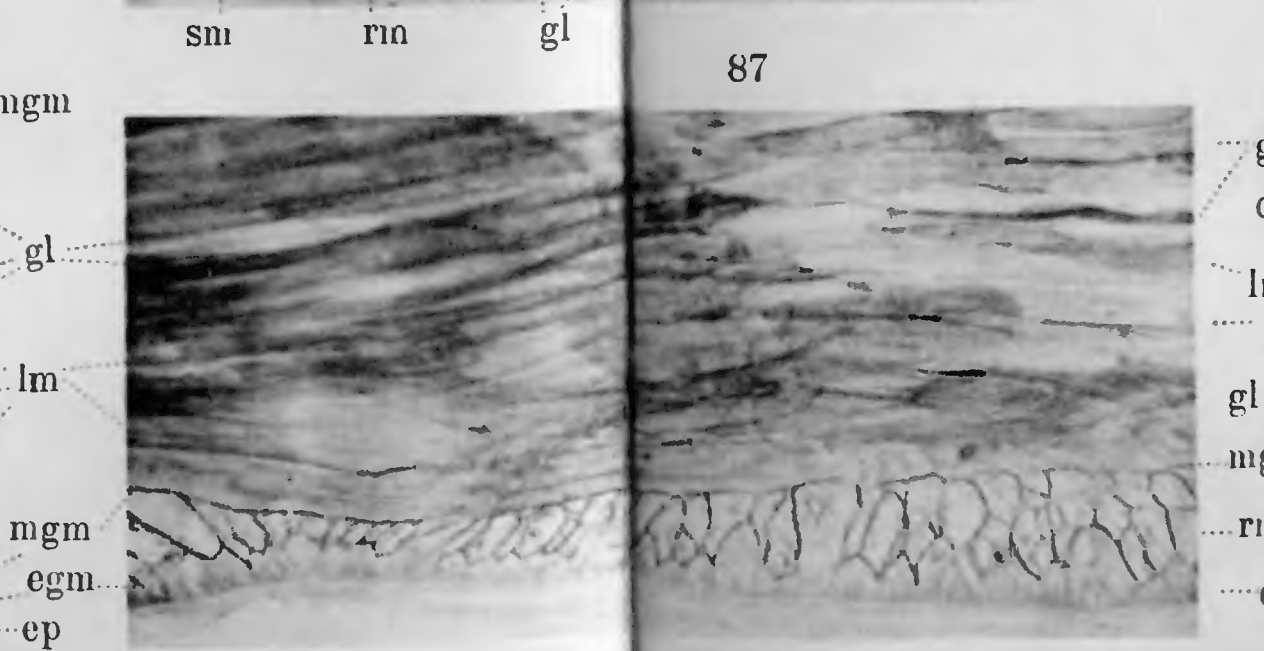
85.



mf 86.



87.



88.

